

TRAVAUX DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE ET ANATOMIE COMPARÉE
DE L'UNIVERSITÉ DE GENEVE

L'influence du squelette dans la régénération,
et les potentialités des divers territoires
du membre chez *Triton cristatus*.

PAR

M^{lle} Vera BISCHLER

Avec 25 figures dans le texte et les planches 5 à 7.

SOMMAIRE

INTRODUCTION.

I^{re} PARTIE. Rôle du squelette dans la régénération.

Chapitre I. HISTORIQUE ET TECHNIQUE.

Chapitre II. LA RÉGÉNÉRATION EN L'ABSENCE DU SQUELETTE.

A. *Amputations dans le stylopode (cuisse ou bras).*

I. Extraction du fémur.

II. Extraction de l'humérus.

III. Extraction de la ceinture scapulaire et de l'humérus.

B. *Amputations dans le zeugopode (jambe ou avant-bras).*

I. Extraction du tibia et du péroné.

II. Extraction du radius et du cubitus.

III. Extraction du fémur, du tibia et du péroné.

IV. Extraction de l'humérus, du radius et du cubitus.

V. Extraction de la ceinture scapulaire, de l'humérus, du radius et du cubitus.

C. *Amputations dans l'autopode (pied ou main).*

I. Extraction du tibia, du péroné et des os du tarse.

II. Extraction du radius, du cubitus et des os du carpe.

III. Extraction du radius ou du cubitus, et des os du carpe.

IV. Extraction du fémur, du tibia, du péroné et des os du tarse.

V. Extraction de l'humérus, du radius, du cubitus et des os du carpe.

VI. Extraction de la ceinture scapulaire, de l'humérus, du radius, du cubitus et des os du carpe.

D. Extraction de la ceinture scapulaire et amputation au ras de l'épaule.

Conclusions.

II^{me} PARTIE. Les potentialités formatives des divers segments du membre.

Chapitre III. AMPUTATIONS DANS LE STYLOPODE DÉPOURVU D'OS (SÉRIE A).

Série A I. Extraction du fémur et amputation dans la cuisse.

Série A II. Extraction de l'humérus et amputation dans le bras.

Série A III. Extraction de la ceinture scapulaire et de l'humérus et amputation dans le bras.

Résumé des séries A (amputations dans le stylopode).

Chapitre IV. AMPUTATIONS DANS LE ZEUGOPODE DÉPOURVU D'OS (SÉRIE B).

Série B I. Extraction du tibia et du péroné avec amputation dans la jambe.

Série B II. Extraction du radius et du cubitus avec amputation dans l'avant-bras.

Série B III. Extraction des os fémur, tibia, péroné et amputation dans la jambe.

Série B IV. Extraction de l'humérus, du radius et du cubitus et amputation dans l'avant-bras.

Série B V. Extraction de la ceinture scapulaire, de l'humérus, du radius, du cubitus avec amputation dans l'avant-bras.

Résumé des séries B (amputations dans le zeugopode).

Chapitre V. AMPUTATIONS DANS L'AUTOPODE DÉPOURVU D'OS (SÉRIES C).

Série C I. Extraction des os tibia, péroné et du tarse, avec amputation dans la base du pied.

Série C II. Extraction des os radius, cubitus et du carpe, avec amputation dans la main.

Série C III. Extraction du radius (ou du cubitus) et des os du carpe, avec amputation dans la main.

Série C IV. Extraction des os fémur, tibia, péroné et du tarse avec amputation dans le pied.

Série C V. Extraction des os humérus, radius, cubitus et du carpe et amputation dans la main.

Série C VI. Extraction du scapulum, des os humérus, radius, cubitus et du carpe, avec amputation dans la main.

Résumé des séries C (amputations dans l'autopode).

Chapitre VI. DISCUSSION DES RÉSULTATS: les potentialités régénératives des segments du membre.

III^{me} PARTIE. Greffes d'os et de territoires.

Chapitre VII. GREFFES D'OS EN SITUATION HÉTÉROTOPIQUE.

Série I. Greffe de fémur à la place de l'humérus.

Série II. Greffe d'humérus à la place du fémur.

Série III. Greffe du tibia et du péroné à la place du fémur.

Série IV. Greffe du radius et du cubitus à la place du fémur.

Série V. Greffe des os de la région du genou à la place du fémur.

Série VI. Greffe de fémur à la place du tibia et du péroné.

Série VII. Greffe d'un morceau de fémur à la place du radius et du cubitus.

Série VIII. Greffe d'un fémur à la place de la région du genou.

Série IX. Greffe d'une côte à la place du fémur.

Série X. Greffe d'un fragment d'omoplate à la place du fémur.

Série XI. Greffe d'un fragment de fémur retourné en place.

Série XII. Extraction de la partie proximale du fémur.

Conclusions.

Chapitre VIII. GREFFES DE TERRITOIRES.

I. Greffe du tarse entier à la place du fémur.

II. Greffe d'un territoire de la queue à la place du fémur.

III. Greffe de segment stylopodique désossé sur le dos.

Conclusions.

Mes recherches ont été effectuées à la Station de Zoologie expérimentale de l'Université de Genève. J'ai eu le grand privilège de travailler sous la conduite de M. le professeur E. GUYÉNOT, dont les conseils suggestifs, les indications précieuses et les arguments d'une logique rigoureuse et d'une clarté absolue, m'ont singulièrement facilité la solution des problèmes posés, tant au point de vue expérimental qu'en ce qui concerne l'interprétation et la mise en valeur des faits observés. Je lui exprime ici ma profonde reconnaissance.

Je tiens aussi à remercier vivement les D^{rs} M^{lle} K. PONSE et M. O. SCHOTTÉ, premiers assistants, ainsi que M^{lle} J. PIQUET, pour l'aide qu'ils m'ont apportée en diverses circonstances.

INTRODUCTION

La question du rôle du squelette dans la régénération des membres se rattache directement au problème plus général de l'origine des divers tissus néoformés. D'une façon générale, les études histologiques entreprises sur la régénération de la queue ou des membres, chez les Batraciens, tendent à montrer que chaque catégorie de tissu néoformé dérive des tissus équivalents restés dans le moignon. Dans la régénération de la queue du têtard, par exemple, la chorde néoformée provient de la chorde ancienne ou d'un massif cellulaire produit aux dépens de sa gaine; les nouveaux muscles se forment par différenciation de myoblastes provenant des cellules musculaires préexistantes (A. NAVILLE, 1924). En généralisant ces constatations, il semble que l'on pourrait dire qu'au cours de la régénération d'un organe, tel que la patte, le squelette nouveau doit provenir de l'ancien squelette, la musculature des anciens muscles comme les vaisseaux, les nerfs et la peau sont le résultat de la croissance des parties équivalentes restées dans le moignon.

Les simples constatations histologiques paraissent en harmonie avec cette idée directrice. Si, par exemple, on a amputé dans le bras, on voit bientôt l'humérus être coiffé, au niveau de sa section, par un massif cellulaire qui se différencie sur place en cellules cartilagineuses formant l'ébauche de la partie diaphysaire et de l'épiphyse distale enlevées. De cette ébauche, des trainées de cellules se séparent, constituant les rudiments des futurs radius et cubitus. Les relations topographiques précoces entre l'os ancien et ce blastème formateur du nouveau squelette paraissent indiquer que celui-ci dérive de celui-là. C'est, en effet, par une prolifération du périoste que se formeraient, d'après WENDELSTADT (1904), les cellules qui viennent entourer l'extrémité de l'os sectionné. C'est également du tibia sectionné que proviendraient, d'après M. A. REED (1903), les cellules cartilagineuses qui complètent cet os et peuvent même, par prolifération latérale, reformer en partie le péroné préalablement extrait.

Mes expériences ont eu pour but de vérifier s'il était bien exact que le squelette néoformé dérivait du squelette ancien. De plus, en supposant qu'il en soit ainsi, on peut se demander si l'os, à partir duquel se ferait la prolifération cellulaire, ne posséderait pas des potentialités formatives propres, et s'il ne jouerait pas un rôle important dans la détermination de la forme et de la structure de la partie régénérée. Pour répondre à cette double question, j'ai institué deux catégories d'expériences. Dans celles de la première catégorie, j'ai pratiqué l'extirpation des os des divers segments, par exemple celle de l'humérus ou du fémur, ou des os de la jambe ou de l'avant-bras, ou bien encore j'ai supprimé la totalité du squelette d'un membre. Malgré l'absence de ce squelette, supposé être le centre de prolifération du squelette nouveau, j'ai constaté que ce dernier se formait quand même avec une très grande régularité, et aux dépens d'un blastème de nouvelle formation se différenciant sur place, et n'ayant, par conséquent, aucun rapport génétique avec le squelette ancien. Dans les expériences de la seconde catégorie, j'ai transplanté le fémur à la place de l'humérus ou vice-versa, les os de la jambe à la place de ceux de la cuisse, etc. Ces substitutions n'ont exercé aucun effet sur la morphogénie des régénérats. Dans le cas d'une section faite dans le bras, par exemple, le nouveau membre se reforme toujours de la même manière, que l'humérus soit présent ou absent, ou remplacé par un os d'une autre nature, tel qu'une côte ou un tibia.

Ces deux séries d'expériences apportent ainsi la preuve expérimentale que l'os ne joue aucun rôle dans la détermination de la morphologie du régénérat, et qu'il n'est pas non plus l'origine des nouveaux éléments squelettogènes.

En étudiant de près, par la méthode des coupes histologiques ou à l'aide de radiographies, les parties squelettiques régénérées après extraction des os anciens, j'ai été amenée à constater que cette technique de suppression du squelette constituait une méthode excellente pour étudier les potentialités régénératives des divers segments du membre. En principe, chaque segment ne possède que la capacité de régénérer les parties squelettiques des segments situés plus distalement par rapport à lui. Ces constatations ont pu être vérifiées, dans quelques cas, par la greffe, en situation anormale, de certains territoires tels que le tarse. Lorsque la régénération se fait à partir du territoire greffé, celui-ci, comprenant non seule-

ment le squelette, dont l'inaction a été démontrée, mais les parties molles dont l'importance est beaucoup plus grande, manifeste ses potentialités formatives propres dans le régénérat produit.

Ces expériences contribuent ainsi à mettre en relief cette notion de potentialités localisées dont on sait l'importance dans la mécanique du développement embryonnaire, et que l'on retrouve, sous une forme analogue, dans cette nouvelle morphogénie qui est à la base de la régénération des membres.

Ce travail comprendra trois parties. La première partie sera consacrée à démontrer la possibilité d'une régénération en l'absence du squelette. J'y étudierai la régénération à partir des divers segments dépourvus de leur squelette.

Dans la deuxième partie, j'étudierai la question des potentialités des différents territoires du membre, telle qu'elle se présente d'après les résultats de la régénération à partir des divers segments privés de squelette.

Dans la troisième partie, j'examinerai les résultats obtenus après greffes, soit d'os seuls, soit d'os avec leurs parties molles, c'est-à-dire de territoires complets. Dans le premier cas, on constatera que les os greffés suivant diverses combinaisons n'interviennent pas dans la morphogénie du régénérat, sinon parfois d'une façon purement mécanique. Dans le cas de greffes de territoires en situation hétérotopique, ceux-ci sont le point de départ d'une régénération, mettant en évidence leurs potentialités propres.

PREMIÈRE PARTIE

Rôle du squelette dans la régénération.

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE ET TECHNIQUE

Il est de tradition d'attribuer à PHILYPEAUX (1866-1876) les premières expériences montrant l'importance du squelette dans la régénération. En réalité, l'idée directrice de PHILYPEAUX est d'un caractère différent. Ayant constaté, après ablation partielle de la rate, que l'organe n'était régénéré que s'il en persistait un fragment, PHILYPEAUX, se basant également sur ce que l'on savait de la régénération de l'œil, avait émis comme principe qu'il n'y a jamais régénération d'un organe à proprement parler — c'est-à-dire au sens d'une formation réellement nouvelle — mais plutôt un simple complètement de cet organe. Ceci avait comme corollaire qu'un organe ne doit plus régénérer s'il est totalement extirpé, et c'est ce que l'auteur s'est appliqué à démontrer.

Dans un premier travail, PHILYPEAUX (1866) annonça que des Salamandres aquatiques (*Triton cristatus*) auxquelles il avait extirpé « non seulement le membre antérieur, y compris l'humérus tout entier, mais encore le scapulum, c'est-à-dire la portion basilaire du membre », s'étaient simplement cicatrisées, sans présenter, au bout de huit mois, aucun indice de régénération. Dans la suite, l'attention des expérimentateurs s'est surtout attachée au fait que PHILYPEAUX enlevait l'omoplate, et c'est à l'absence de cette pièce squelettique que l'on a attribué le défaut de régénération. Toutefois, en l'absence d'aucune indication technique, il est difficile de savoir si l'auteur enlevait simplement l'omoplate ou n'extirpait pas en même temps la plus grande partie des muscles et tissus de la région. Cette réserve permet peut-être de comprendre les résultats contradictoires obtenus dans la suite.

De ses expériences, PHILYPEAUX concluait que « chez les Salamandres, les parties enlevées et en particulier les membres, ne se régénèrent que lorsqu'il en reste une portion sur place... » que « c'est là sans doute un fait général, au moins chez les Vertébrés, qu'aucun organe ne peut se régénérer qu'à la condition qu'il en reste une partie sur place ».

L'année suivante, PHILYPEAUX (1867) communiquait à l'Académie des Sciences les résultats de recherches similaires entreprises sur l'*Axolotl*. A cinq de ces animaux, il avait extirpé le membre antérieur, y compris le scapulum, et aucun d'eux ne présenta de régénération; à cinq autres individus, il avait simplement amputé le bras au ras de l'épaule, laissant en place « non seulement le scapulum, mais encore la tête de l'humérus ». Tous régénérèrent. Il est significatif qu'ici encore PHILYPEAUX parle de scapulum et d'humérus pour désigner l'ensemble des parties constituées par l'épaule et la partie proximale du bras.

Peu après, PHILYPEAUX rapportait les résultats d'expériences semblables faites sur les nageoires abdominales de Goujons (*Gobio*). Comme l'avait déjà indiqué BROUSSENET, il n'y a régénération de l'organe que si l'on a laissé en place la partie basilaire; l'extirpation de cette partie « avec tous les osselets qui la supportent » entraîne l'absence de régénération. Aussi PHILYPEAUX renouvelle-t-il ses conclusions: 1^o C'est un fait général, au moins chez les animaux Vertébrés, qu'un organe enlevé complètement ne peut jamais se régénérer. 2^o La régénération d'un organe ne peut se faire qu'à la condition qu'une partie de cet organe ait été laissée sur place.

Cependant, un autre expérimentateur, LEGROS¹, ayant effectué des expériences semblables, était, au contraire, arrivé à la conclusion qu'après ablation de l'omoplate les Tritons sont encore capables de régénérer complètement le membre extirpé. En 1874, peu après la mort de cet auteur, ONIMUS présentait à la Société de Biologie des animaux auxquels LEGROS avait extirpé l'omoplate et qui cependant avaient régénéré leur patte.

¹ Dans son travail de 1876, PHILYPEAUX dit que « Monsieur le Professeur ROBIN a communiqué les expériences de LEGROS à l'Académie des Sciences »; cette communication a dû avoir lieu postérieurement au premier travail de PHILYPEAUX (1866), car ce dernier déclare que « LEGROS, après avoir répété mes expériences, avait été conduit à dire que ma conclusion était trop absolue... ». Cependant, il n'y a aucune communication de LEGROS sur ce sujet à l'Académie des Sciences dans la période comprise entre 1866 et 1876.

En présence de ce résultat contraire à ses précédentes conclusions, et qu'il attribuait au fait que LEGROS aurait fait une extirpation incomplète de la ceinture, PHILPEAUX (1876) entreprit une nouvelle série d'expériences. Il extirpa complètement le membre antérieur et les os basilaires à vingt Salamandres aquatiques. Dans 18 cas, il n'y eut aucune régénération, mais deux animaux firent exception. Six mois après l'opération, l'un présentait un membre entièrement régénéré, l'autre un rudiment de reproduction de ce membre. PHILPEAUX mit ces deux résultats sur le compte d'une extirpation incomplète du scapulum. Dans une deuxième série de vingt Salamandres, opérées en janvier 1875 et ayant subi une extirpation absolument totale, le membre enlevé ne se trouva reproduit chez aucune d'entre elles, même d'une façon rudimentaire, plus d'un an après l'opération.

Inversement, en juillet 1875, PHILPEAUX pratiqua à nouveau l'extirpation du membre sur vingt animaux, en laissant intentionnellement un très petit fragment du scapulum en place. Il y a eu régénération, sauf dans quatre cas, ce que l'auteur explique en admettant que, dans les quatre cas exceptionnels, la petite partie du scapulum laissée a dû être détruite ou éliminée pendant le travail de cicatrisation de la plaie. De cette série, PHILPEAUX conclut « qu'il suffit de laisser en place une parcelle de scapulum pour qu'il puisse se faire une régénération complète du membre extirpé ». Cette dernière conclusion paraît mettre en jeu, d'une façon plus directe, le rôle de l'os dans la régénération et c'est ainsi que, par déduction, il est resté entendu pendant longtemps, et sur la foi des expériences de PHILPEAUX, que la présence d'un morceau d'os était nécessaire à la régénération de la patte, et par voie de conséquence, que le nouveau squelette devait vraisemblablement dériver de l'ancien.

Le désaccord entre PHILPEAUX et LEGROS s'explique peut-être par une différence de technique, mais, comme il n'a été donné aucun renseignement sur les méthodes utilisées, il est difficile de se faire une opinion. Il est cependant vraisemblable que PHILPEAUX n'opérant certainement pas aseptiquement (eu égard à l'époque) et ne faisant pas de suture — comme cela paraît résulter d'une phrase où il indique que dans certains cas la partie de scapulum laissée en place a été « détruite ou éliminée pendant le travail de cicatrisation » — la plaie a dû être l'objet d'infection et de nécrose consé-

cutive, amenant l'élimination des parties molles de l'épaule, c'est-à-dire en fait l'élimination complète de la partie basilaire du territoire patte. Ces expériences se rattacheraient directement à l'idée développée récemment par GUYÉNOT (1926), que des organes, tels que la queue ou le membre, ne sont susceptibles d'être régénérés que dans la mesure où il reste un fragment de ce territoire, l'organisme étant, à ce point de vue, une mosaïque de territoires à potentialités différentes. C'est ce fait que GUYÉNOT et VALLETTE (1926) ont établi expérimentalement pour la régénération du nez et du museau.

Les recherches beaucoup plus récentes de WENDELSTADT (1901) portent directement sur la régénération des os et sur le rôle du squelette primitif dans la formation du squelette nouveau. Ses expériences, effectuées sur l'*Axolotl*, ont consisté à rechercher dans quelles conditions un os extrait pouvait être reconstitué, par véritable régénération interne, à l'intérieur d'un membre non amputé. L'auteur ne pense pas que ces conditions soient fondamentalement différentes de celles réalisées par la simple amputation. Il admet, en effet, que l'animal ne pouvant plus se servir de sa patte, il résulte de l'extraction des pièces squelettiques un trouble fonctionnel équivalent à celui provoqué par l'amputation et que, par suite, en théorie, il devrait y avoir, dans les deux cas, régénération. Il est bien certain que ce raisonnement nous apparaît aujourd'hui paradoxal. L'extraction d'un os, à l'intérieur d'un segment de membre dont toutes les parties molles sont restées intactes et dans leurs rapports normaux avec les segments adjacents, ne réalise nullement les mêmes conditions qu'une amputation. A ce point de vue, la distinction établie par A. NAVILLE (1922) est d'un intérêt primordial. La réparation d'un os à l'intérieur d'un membre, par ailleurs intact, est un simple phénomène de régénération histologique et n'a que de lointains rapports avec l'ensemble des processus de régénération organogénétique qui aboutissent à la reconstitution d'une patte amputée. Rien ne prouve *a priori* que, pour le rétablissement du squelette, le mécanisme soit le même dans les deux cas, et c'est ce qui explique que les conclusions que WENDELSTADT a pu tirer de ses recherches et qu'il a cru pouvoir généraliser, nous apparaissent aujourd'hui entachées d'inexactitude.

Les expériences de WENDELSTADT ont consisté dans la résection

des deux os de l'avant-bras, sans lésion de l'humérus ou du carpe. Chez quatre animaux, l'avant-bras dépourvu d'os se raccourcit, mais au bout de 15 à 18 mois il n'y avait pas trace de régénération des os extraits. De même, dans un cas où seul le cubitus avait été extrait, cet os ne fut nullement reformé. Par contre, chez un Axolotl, où un fragment de cubitus était resté en place, cet os fut partiellement réparé, tandis que le radius, dont l'extirpation avait été complète, ne fut en aucune manière reconstitué.

Dans les conditions où WENDELSTADT s'est placé, la régénération d'un os n'est donc possible que s'il est resté en place un fragment de l'os primitif. C'est ce que l'auteur montre en enlevant à trois animaux le radius et le cubitus, mais en laissant intentionnellement les extrémités épiphysaires distales. Dans ces conditions, il se fait un complètement, toujours partiel il est vrai, des deux fragments osseux, par une régénération en direction centripète. Un cas, dans lequel l'humérus avait été lésé au cours de l'opération, met aussi en évidence cette relation entre l'ancien et le nouveau squelette: il y eut, en effet, régénération d'un deuxième avant-bras et d'une deuxième main.

De ces quelques expériences, WENDELSTADT a conclu que les tissus restés en place, autres que l'os et le cartilage primitifs, sont incapables de produire du cartilage ou de l'os, que ces parties ne peuvent être régénérées qu'à partir de cellules osseuses et cartilagineuses. Il y aurait là un nouvel exemple de la loi de régénération similaire d'un tissu par le tissu de même nature. WENDELSTADT (1904), qui a considéré ses conclusions comme s'appliquant aussi au cas de la régénération organogénétique, a cherché à les vérifier par l'étude histologique de la régénération normale après amputation du membre.

Ayant amputé des Tritons et des Axolotls, il procéda à des fixations successives de 8 heures en 8 heures, jusqu'à 264 heures. Voici ce qu'il a constaté. Il se produit, après amputation, une cicatrisation épithéliale mais, par suite de la rétraction des parties molles, l'os fait saillie au centre de la plaie. L'auteur observe ensuite une infiltration de petites cellules de provenance indéterminée qui se multiplient rapidement. A ce moment, il se produit une forte résorption des parties terminales périphériques de l'os blessé, due à ces cellules immigrées qui le rongent, plusieurs d'entre elles se fusionnant parfois en cellules géantes. Puis le périoste

s'épaissit, il s'en détache des cellules cartilagineuses en grand nombre qui sont poussées en avant et entourent l'extrémité d'un revêtement en forme de massue. C'est dans ce blastème que se passeront les phénomènes de groupement et d'orientation qui aboutiront à la formation d'os distincts (Triton). La régénération du cartilage, par contre, se fait directement par prolifération des cellules cartilagineuses (Axolotl), alors que, dans l'os, c'est le périoste et non l'os lui-même qui intervient.

Peu après les recherches de WENDELSTADT, qu'elle vérifia et confirma en partie, M. A. REED (1903) reprit l'étude du problème par une méthode un peu différente. Ses expériences les plus importantes ont consisté à pratiquer l'extraction du péroné, suivie d'une amputation de la jambe à travers le tibia. Dans 4 cas, l'expérience, faite sur *Spelerpes ruber*, a abouti à la régénération d'un pied complet; de plus, le tibia sectionné aurait proliféré des cellules cartilagineuses qui ont non seulement constitué sa partie terminale, mais encore reformé l'extrémité distale du péroné. L'auteur ne met pas un instant en doute que le squelette nouveau ne dérive, dans ce cas de régénération vraie, de la prolifération de l'os sectionné resté en place.

Il faut arriver aux recherches de C. FRITSCH (1911), qui ne sont d'ailleurs parvenues à ma connaissance qu'alors que mon travail était déjà commencé, pour se trouver en présence d'expériences ayant placé le problème sur son terrain véritable. Le travail de FRITSCH est à ce point de vue fondamental; sa méthode a consisté à supprimer entièrement le squelette et à faire suivre cette opération de l'amputation, condition essentielle à la mise en train de la régénération organogénétique. Les expériences ont été faites sur des larves de Salamandres et de Tritons auxquelles l'auteur extrayait toute la ceinture scapulaire, après quoi il amputait le membre au ras de l'épaule. Dans ces conditions, il obtint la formation d'un bras complet, pourvu de pièces squelettiques. Ceci montre que le nouveau squelette ne dérive pas de l'ancien, mais se constitue sur place, aux dépens d'un matériel de cellules embryonnaires dont l'origine est incertaine et qui constituent la plus grande partie du bourgeon de régénération qui apparaît rapidement après l'amputation. Ces conclusions sont donc inverses de celles des auteurs précédents; elles sont conformes à celles que COLUCCI (1886) avait tirées de simples observations histologiques. Le désaccord entre les

résultats de FRITSCH et ceux de ses prédécesseurs tiendrait, selon lui, à ce que ces derniers ont travaillé sur des animaux trop âgés. Bien que les recherches de FRITSCH aient résolu le problème au point de vue théorique, il restait donc intéressant de rechercher si, même chez les animaux adultes, tels que le Triton, un nouveau squelette pourrait aussi se former dans un membre privé de ses pièces osseuses.

Mes recherches, commencées en 1922-1923, me permirent d'annoncer une partie des premiers résultats dans une note publiée en décembre 1923. Je constatais alors qu'après ablation du fémur ou de l'humérus (11 cas) il y a encore régénération, aux dépens du bras ou de la cuisse sectionné, d'un avant-bras et d'une main, ou d'une jambe et d'un pied avec un squelette complet et de nouvelle formation. Pour éliminer l'objection d'après laquelle les éléments squelettogènes pourraient provenir de la ceinture, j'ai refait une deuxième série d'essais (4 cas) dans lesquels j'extrayais à la fois l'humérus et la ceinture scapulaire; ici encore, je constatais la régénération d'une patte aux dépens du bras amputé, avec un squelette complet. Toutefois, je notais déjà que le squelette régénéré ne comprenait que les os des segments zeugopodique et autopodique, ce qui permettait de poser la question des potentialités propres aux divers segments du membre.

Ce n'est qu'après la publication de ces premiers résultats que j'ai eu connaissance d'une note faite sur le même sujet à l'Académie des Sciences de Vienne par P. WEISS, et parue le 30 novembre 1922. Dans ce travail préliminaire, l'auteur annonçait qu'ayant pratiqué sur *Triton cristatus* l'ablation du scapulum et de l'humérus et l'amputation dans le bras, il avait observé aussi la régénération de la patte avec un squelette nouveau. Bien que l'auteur n'ait pas alors indiqué le nombre de ses opérations, il semble résulter de la lecture d'un travail ultérieur qu'il avait fait seulement 4 essais, au cours desquels le bras avait été amputé une fois distalement, deux fois au tiers moyen, une fois proximale. Il a obtenu des résultats semblables, dans une deuxième série, après extraction de l'humérus seul.

Il est certain que P. WEISS a sur moi une indiscutable priorité de publication. J'ai été personnellement très satisfaite de voir, après coup, que les recherches que j'avais entreprises m'avaient conduit aux mêmes résultats que ceux obtenus par FRITSCH en

1911 et par P. WEISS, l'année précédente. C'est surtout lorsque des faits ont été l'objet d'opinions contradictoires que la similitude des résultats obtenus, d'une façon indépendante, par trois chercheurs différents est une bonne preuve de leur valeur véritable. Dans les *Berichte für die gesamte Physiologie*, P. WEISS a rendu compte de ma note préliminaire d'une façon plus que succincte, en déclarant que je n'avais fait que confirmer ses résultats. Je n'avais pas à confirmer des résultats que je ne connaissais pas; ceux-ci étaient, d'ailleurs, basés sur un nombre si faible d'expériences qu'il n'apparaît pas superflu aujourd'hui de les avoir soumis à une sérieuse vérification.

Il ne faut d'ailleurs pas perdre de vue que si l'on ne tient compte que de l'ordre chronologique des publications, les recherches de P. WEISS, comme les miennes, ne font que confirmer les résultats du travail fondamental de FRITSCH, que WEISS omet soigneusement de citer¹. J'aurai, lors de la discussion relative à la question des potentialités des divers segments du membre, à revenir sur les publications ultérieures de P. WEISS.

A la question générale du rôle joué par le squelette dans la formation des os nouveaux, se rattachent aussi les observations faites par MORRILL (1918) sur *Diemyctylus viridescens*. Cet auteur, qui a fait diverses expériences ayant trait à la néoformation histologique de parties squelettiques, a fait une bonne description des phénomènes histologiques au cours de cette régénération. Il constate que l'on peut distinguer deux ordres de faits. D'une part, le fémur, après section du membre au niveau du genou par désarticulation, présente des phénomènes de résorption de la matière du cartilage épiphysaire, tandis que les cellules cartilagineuses de cette extrémité contribuent à former une masse cartilagineuse axiale du côté de la diaphyse. De plus, le périoste diaphysaire prolifère des cellules qui constituent un manchon autour de l'extrémité de la diaphyse. Tandis que se forme, aux dépens de l'os ancien, un tissu qui servira à le compléter, un nouveau squelette qui donnera le pied et la jambe s'ébauche à l'intérieur d'un blastème formé d'élé-

¹ Dans son mémoire de 1925, P. WEISS omet de citer mon travail de 1923, qu'il connaît cependant puisqu'il en a fait un compte-rendu. De même, en ce qui concerne les potentialités des régénérats, cet auteur cite le travail de MILOJEVIC (1923), mais passe sous silence celui de P. DE GIORGI (1923), paru la même année et qu'il connaît. Le lecteur appréciera.

ments embryonnaires qui n'ont pas de lien génétique avec l'os resté dans le moignon. Il y a donc coexistence de deux processus : un processus de complètement de l'os primitif, qui se fait aux dépens d'éléments provenant de cet os lui-même, et un processus, comparable à un véritable développement embryonnaire nouveau, qui aboutit à la régénération des parties squelettiques plus distales. C'est évidemment ce dernier mécanisme qui doit seul intervenir dans mes expériences où la régénération se fait à partir d'un membre dépourvu de son squelette primitif. On voit aussi que la contradiction entre les recherches de WENDELSTADT et celles de FRITSCH n'est probablement qu'apparente. Dans la régénération à l'échelle histologique, l'os sectionné a régénéré par lui-même plus ou moins totalement. Dans la régénération après amputation, à l'échelle organogénétique, les parties squelettiques nouvelles proviennent d'une différenciation à l'intérieur d'un blastème formateur, et sont engendrées de toutes pièces, que le squelette proximal soit présent ou non.

Les autres expériences de MORRILL ont trait surtout aux phénomènes de régénération histologique de l'os, tels que les avait étudiés WENDELSTADT. Il arrive aux résultats suivants. Si un seul os de la jambe, le péroné, est entièrement extrait, il n'est pas reformé, ni par prolifération du tibia, ni aux dépens des éléments squelettiques proximaux ou distaux, même si l'un de ceux-ci a été blessé (l'épiphyse fémorale par exemple).

Par contre, si les deux os de la jambe ont été totalement extraits, ils sont remplacés par de nouveaux éléments, qui sont cependant toujours irréguliers et incomplets. L'origine de ces nouvelles parties n'a pas été définitivement déterminée. Quand un os (péroné) et le pied ont été enlevés (amputation), sans qu'aucun des autres éléments du squelette ait été blessé, un nouveau pied complet est régénéré à partir de l'extrémité distale de l'os de la jambe conservé (tibia), puis il se produit une régénération centripète, lente et souvent partielle, de l'os qui avait été extirpé. D'après MORRILL, WENDELSTADT généraliserait trop en affirmant la nécessité d'éléments osseux pour qu'il y ait régénération. Il est vrai que si un seul os de la jambe est extrait, ou encore les parties proximales des deux os zeugopodiques (radius, cubitus, WENDELSTADT), il ne se produit pas de régénération de ces os à partir de l'épiphyse du fémur restée intacte. Dans le premier cas, la pression

exercée par l'os conservé sur les surfaces articulaires du fémur et des os tarsiens pourrait empêcher une régénération à partir de ces points. Dans le deuxième cas, la nouvelle croissance centripète à partir des os blessés conservés, qui est toujours plus rapide qu'à partir d'os intacts, peut remédier assez vite à l'absence d'os pour arrêter toute tendance régénérative à partir de l'épiphyse humérale. L'auteur a soin de déclarer que ceci n'est d'ailleurs qu'une tentative d'explication.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE.

Pour effectuer mes expériences, je me suis servie principalement de *Triton cristatus* de race italienne. Les *T. cristatus* originaires d'Allemagne s'accommodent moins facilement de la vie en captivité et demandent à être nourris individuellement, faute de quoi ils ne s'alimentent pas et maigrissent rapidement. Le *Triton alpestris* est facile à élever, mais semble un matériel moins favorable à l'opération en raison de sa taille plus petite et de la minceur de sa peau. Le Triton italien, par contre, supporte très bien la captivité ainsi que les interventions opératoires. Il mange très volontiers la viande qui lui est jetée en petits morceaux au fond du cristalliseur, de sorte que son élevage ne présente aucune difficulté.

Les animaux sont narcotisés dans une solution d'éther à 5 %. Ils s'endorment au bout de peu de minutes et sont alors lavés à l'eau stérilisée à laquelle on ajoute un peu d'eau oxygénée. Puis ils sont placés sur un champ d'opération qui a été stérilisé à l'autoclave. L'opération se fait aseptiquement et sous la loupe binoculaire. La méthode générale consiste à pratiquer au bistouri une incision sur la face dorsale du membre. Les lèvres de la plaie écartées, l'os est dépouillé des muscles adhérents laissés en place, et ses épiphyses soigneusement extraites des capsules articulaires à l'aide d'un instrument non tranchant, de façon à ne pas léser les os conservés. Les tissus environnants sont respectés autant que possible, surtout les nerfs et les grands vaisseaux, et, si l'animal est bien endormi, les hémorragies sont très rares et l'opération ne présente aucune difficulté. La plaie est refermée par quelques points

de suture (aiguille et soie stériles), et l'animal est introduit dans un des sacs stérilisés qui ont été décrits en détail par M^{lle} K. PONSE¹. Les points de suture peuvent être enlevés au bout de peu de jours, et l'animal, complètement guéri, est remis dans l'eau après une semaine environ. Malgré toutes les précautions, j'ai eu parfois des infections du membre opéré, surtout si l'extraction avait intéressé le membre tout entier (fémur, tibia, péroné, tarse), la plaie étant alors très longue et le traumatisme considérable. Ceci est spécialement vrai pour la patte postérieure désossée qui, molle et paralysée, traîne en arrière, passe sous le corps de l'animal et est facilement souillée. Si l'amputation du membre infecté est faite à temps, l'animal s'en tire sans dommage; au contraire, si on s'efforce de sauver le membre opéré (applications de dermatol, etc.), il se déclare en général une gangrène pouvant entraîner la mort du Triton. Les amputations se font aux ciseaux, sauf dans les cas où elles suivent de près la guérison de la plaie; il faut alors se servir du scalpel sous peine de voir la plaie se rouvrir. L'amputation ne nécessite pas de précautions spéciales, les animaux peuvent être remis directement à l'eau et l'hémorragie s'arrête très rapidement. Les Tritons remis en cristallisoir après une opération doivent, pendant quelque temps, être étroitement surveillés au moment des repas, car dans leur excitation ils se mordent fréquemment, ce qui peut être funeste à un membre opéré.

A côté des extirpations soigneuses décrites plus haut, j'ai effectué quelques opérations par simple arrachement de l'os. Ceci s'applique à certaines extractions d'humérus et de fémur. Le membre était amputé au-dessus du coude ou du genou, puis l'os faisant saillie au centre de la section était saisi avec les pinces et arraché par traction. L'os sort très bien ainsi, avec son épiphyse intacte. L'inconvénient de ce procédé brutal consiste en ce qu'il pourrait provoquer une lésion de la capsule articulaire, pouvant devenir le point de départ d'une prolifération. Aussi ne m'en suis-je servi qu'exceptionnellement, et seulement après avoir acquis la certitude que les os régénérés ne provenaient pas d'éléments osseux

¹ 1924. PONSE (K.). *L'organe de Bidder et le déterminisme des caractères sexuels secondaires du Crapaud (Bufo vulgaris L.)*. Revue Suisse de Zoologie, Vol. 31, p. 177-336.

anciens. Du reste, les résultats obtenus de cette manière n'ont différé en aucune façon de ceux que j'ai obtenus par la méthode décrite précédemment.

CHAPITRE II.

LA RÉGÉNÉRATION EN L'ABSENCE DU SQUELETTE.

Ainsi que je l'ai indiqué dans la partie historique, la question de savoir si une patte peut encore être régénérée à partir d'un segment dépourvu de squelette a été pratiquement résolue par FRITSCH, dont les résultats ont été confirmés par WEISS.

Dans le but de vérifier les résultats de FRITSCH et de les étendre, j'ai entrepris une série d'expériences dans lesquelles j'ai enlevé diverses pièces osseuses et étudié les possibilités de régénération des segments ainsi privés de leur squelette. Dans cette première partie, je me contenterai de noter s'il y a eu régénération ou non, et d'indiquer l'aspect extérieur du régénérat; les détails du squelette régénéré seront ultérieurement précisés.

Pour plus de commodité, j'userai des termes suivants pour désigner les divers segments du membre :

Segment basilaire . . .	Epaule ou bassin
Stylopode	Bras ou cuisse
Zeugopode	Avant-bras ou jambe
Autopode	Main ou pied

Bien que ces termes servent habituellement à dénommer les pièces squelettiques du membre, je les emploierai ici pour désigner l'ensemble du segment. Par voie de conséquence, je considérerai l'os du segment stylopode, par exemple, comme étant l'os stylo-podique (humérus ou fémur).

J'ai effectué les séries d'expériences suivantes :

A. *Amputations dans le Stylopode (cuisse ou bras).*

- I. Extraction du fémur.
- II. Extraction de l'humérus.
- III. Extraction de la ceinture scapulaire et de l'humérus.

B. *Amputations dans le Zeugopode (jambe ou avant-bras).*

- I. Extraction du tibia et du péroné.
- II. Extraction du radius et du cubitus.
- III. Extraction du fémur, du tibia et du péroné.
- IV. Extraction de l'humérus, du radius et du cubitus.
- V. Extraction de la ceinture scapulaire, de l'humérus, du radius et du cubitus.

C. *Amputations dans l'Autopode (pied ou main).*

- I. Extraction du tibia, du péroné et des os du tarse.
- II. Extraction du radius, du cubitus et des os du carpe.
- III. Extraction du radius ou du cubitus, et des os du carpe.
- IV. Extraction du fémur, du tibia, du péroné et des os du tarse.
- V. Extraction de l'humérus, du radius, du cubitus et des os du carpe.
- VI. Extraction de la ceinture scapulaire, de l'humérus, du radius, du cubitus et des os du carpe.

D. *Extraction de la ceinture scapulaire et amputation au ras de l'épaule.*

SÉRIE A. AMPUTATIONS DANS LE STYLOPODE (CUISSÉ OU BRAS).

*Série A I. Extraction du fémur et amputation dans la
cuisse désossée (fig. I A).*

1^{re} série. — 5 Tritons ont été opérés le 6 février 1923 et amputés le même jour. Tous ont régénéré la jambe et le pied; l'un d'eux présente trois doigts supplémentaires, alors que deux autres n'ont formé que quatre doigts. Le segment zeugopodique, bien que présent effectivement, ainsi que cela ressortira plus tard de l'examen des radiographies, est pratiquement indistinct du moignon¹, chez deux des animaux. Chez tous les animaux, la patte témoin (patte postérieure droite dont le squelette est intact), amputée dans la cuisse, a régénéré normalement. Le membre opéré est très raccourci par rapport au membre témoin, ce raccourcissement pouvant atteindre la moitié de la longueur totale.

¹ Dans tous les cas de ce genre, je signalerai cette disposition en indiquant que ce segment est inclus dans le moignon.

2^{me} série. — 6 Tritons subissent l'extraction du fémur le 15 mai 1923 et l'amputation 8 jours plus tard, lorsque la plaie est pratiquement guérie. Trois d'entre eux ont régénéré la jambe et le pied¹; le régénérat témoin est normal. Deux autres, très amaigris, n'ont

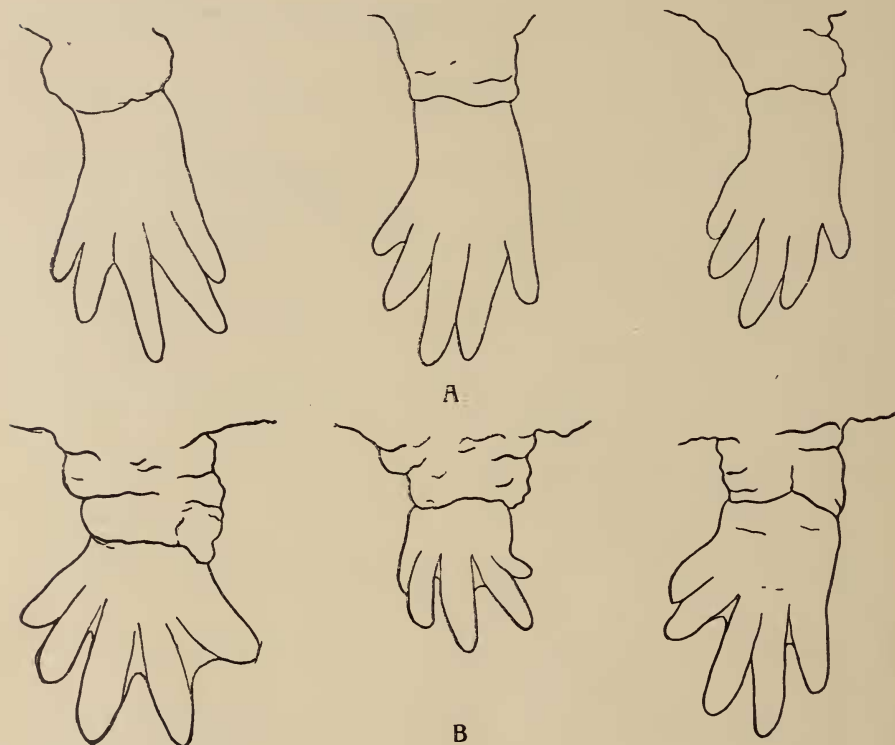


FIG. I.

Contours de 3 pattes en régénération après extirpation du fémur et amputation dans la cuisse (A); contours de 3 pattes en régénération après extraction des os fémur, tibia et péroné et amputation dans la jambe (B).

régénéré que le pied, qui paraît directement attaché au corps par le fait d'une résorption presque complète du moignon. Chez l'un de ces animaux, le membre régénéré témoin est également très grêle. Le sixième enfin n'a pas régénéré, le moignon s'est complète-

¹ Dans le cours de ce chapitre, l'indication des segments régénérés est celle qui résulte de la seule morphologie externe du régénérat. Des précisions plus rigoureuses seront apportées dans la deuxième partie.

ment résorbé, l'animal est squelettique et le membre témoin, bien qu'ayant régénéré, n'a produit qu'un régénérat mince et grêle.

3^{me} série. — 4 Tritons, opérés le 8 octobre 1923 et amputés immédiatement après guérison, ont régénéré la jambe et le pied. Trois d'entre eux ne présentent que 4 doigts. Chez deux animaux, le segment zeugopodique régénéré est inclus dans le moignon.

4^{me} série. — 10 Tritons subissent, le 22 mars 1924, l'extraction de l'os fémur et en même temps celle d'une partie des muscles de la cuisse, dans le but de voir si cette perte de substance aurait une influence sur la morphologie du régénérat. Ils ont été amputés immédiatement après guérison. Huit animaux ont régénéré la jambe et le pied; l'un d'eux a régénéré 6 doigts. Chez deux autres, le segment zeugopodique est inclus dans le stylopode désossé. Un animal est mort trois mois après l'opération, n'ayant encore reformé qu'un bourgeon. Le dixième Triton n'a pas régénéré; le moignon a été complètement résorbé.

5^{me} série. — 7 Tritons, opérés en décembre 1923, subissent une greffe de muscles du bras à la place du fémur extrait par arrachement (sans incision). Le but de cette intervention était d'étudier l'action éventuelle de ces parties molles greffées, et d'examiner si elles ne posséderaient pas une potentialité régénérative propre. (Les muscles de la cuisse ont été soigneusement respectés.) Il ne semble pas que ces tissus aient influé en aucune façon sur la morphogénie du régénérat, sauf peut-être dans un cas, et ces animaux peuvent être considérés comme ayant simplement subi l'extraction du fémur. Tous les animaux ont régénéré la jambe et le pied. Chez un animal, amputé haut, le segment stylopodique a été en outre régénéré, le moignon ne se distinguant plus du régénérat. Chez deux autres Tritons, la base, bien qu'encore distincte, est très réduite, et une partie du segment stylopodique a été reformée. Quatre Tritons n'ont régénéré que 4 doigts. Enfin, chez deux Tritons, le segment zeugopodique régénéré est inclus dans le moignon. L'un de ceux-ci est précisément l'animal exceptionnel mentionné plus haut; à côté du pied régénéré, il a formé un deuxième bourgeon qui ne s'est pas développé par la suite. On ne saurait tirer de conclusions de ce cas isolé.

6^{me} série. — 8 Tritons subissent, le 8 juin 1924, la même opération que les animaux de la 5^{me} série. Ils sont tous amputés quelques jours après l'opération. Tous les animaux ont régénéré la jambe

et le pied. L'un d'eux, qui n'avait pas encore régénéré le 5 octobre, a été réamputé à cette date et a régénéré normalement par la suite.

En résumé, sur 40 animaux opérés, 38 ont régénéré. L'un des deux animaux faisant exception était squelettique et le moignon désossé avait complètement disparu. L'autre, qui avait subi l'extraction des muscles de la cuisse, était en bon état, mais ici encore le moignon a été complètement résorbé. Un animal a régénéré le stylo-pode, tous les autres n'ayant reformé que le zeugopode et l'autopode. Chez 9 d'entre eux, le segment zeugopodique régénéré était indistinct, pratiquement contenu à l'intérieur même du moignon.

*Série A II. Extraction de l'humérus et amputation dans
le bras désossé (figure III A).*

1^{re} série. — 14 Tritons, opérés le 28 juin et le 1^{er} juillet 1924, ont été amputés au milieu du bras désossé. Treize d'entre eux ont régénéré, dix reformant une partie du bras, l'avant-bras et la main, deux régénérant l'avant-bras et la main seulement; le 13^{me} est mort alors qu'il n'avait encore régénéré qu'un simple bourgeon. Le 14^{me} animal n'avait pas encore régénéré trois mois après l'opération, quand il mourut. La base a été résorbée. Chez cet animal, le côté témoin n'avait encore formé qu'un bourgeon, tandis que tous les autres animaux avaient déjà complètement régénéré à ce moment.

2^{me} série. — 15 Tritons ont été opérés le 28 juin et le 1^{er} juillet 1924. L'humérus a été extrait par simple arrachement (sans incision), l'amputation ayant été pratiquée au milieu du bras. Sept Tritons ont régénéré une partie du bras, l'avant-bras et la main; six n'ont régénéré que l'avant-bras et la main; un animal est mort n'ayant régénéré qu'un bourgeon; deux animaux enfin n'ont pas régénéré (les membres témoins avaient été régénérés normalement).

3^{me} série. — 5 Tritons subissent, le 10 juillet 1924, l'extraction de l'humérus. L'amputation a été pratiquée immédiatement après guérison. Ils ont tous régénéré, trois d'entre eux une partie du stylo-pode, le zeugopode et l'autopode, les deux autres le zeugopode et l'autopode.

4^{me} série. — En janvier 1925, 75 Tritons subissent l'extraction très soignée de l'humérus. L'amputation a été pratiquée, après

guérison, au bas du moignon désossé. Il y eut 74 cas de régénération du zeugopode et de l'autopode. Un seul Triton n'a pas régénéré (le membre témoin a régénéré).

En résumé: Sur 109 animaux opérés, il y a eu 105 régénérations. Certains animaux ont régénéré tardivement. Dans les cas où l'amputation a été pratiquée vers le haut du segment stylopodique, la plus grande partie de ce segment ainsi que le zeugopode et l'autopode ont été reformés. Un grand nombre d'animaux ont été amputés à mi-hauteur du segment désossé (séries 1 et 2), et ont alors

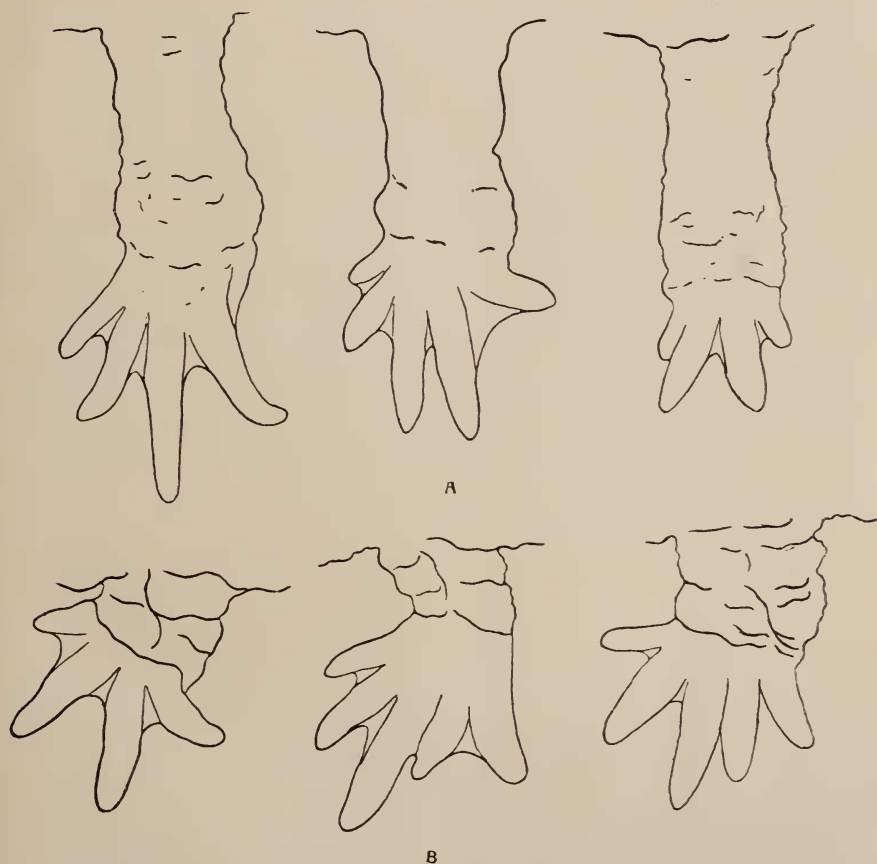


FIG. II.

A, Pattes postérieures en régénération après extraction des os tibia, péroné et du tarse, avec amputation dans le pied. — B, Pattes postérieures en régénération, après extraction des os fémur, tibia, péroné et du tarse, avec amputation dans le pied.

régénéré une partie plus ou moins grande de ce segment ainsi que les deux segments distaux. Tous les animaux de la 4^{me} série, amputés à l'extrémité distale du bras désossé, ainsi que neuf animaux appartenant aux autres séries, n'ont régénéré que l'avant-bras et la main.

Enfin quatre Tritons n'ont pas régénéré. Dans deux cas, le côté témoin a présenté une régénération tardive, chez les deux autres elle fut normale. Chez deux de ces individus, l'humérus avait été extrait par arrachement.

Série A III. Extraction de la ceinture scapulaire et de l'humérus avec amputation dans le bras désossé (fig. III E).

1^{re} série. — 3 Tritons subissent, le 6 juin 1923, l'extraction de l'humérus et de la ceinture scapulaire. L'amputation a été pratiquée quelques jours après à mi-hauteur du stylo-pode désossé. Ils ont tous trois régénéré l'avant-bras et la main.

2^{me} série. — 3 Tritons, opérés le 8 octobre 1923 et amputés dans le bras immédiatement après guérison, ont régénéré l'avant-bras et la main. L'un d'eux a en outre reformé une partie du stylo-pode.

3^{me} série. — 10 Tritons, opérés entre le 19 janvier et le 9 février 1924, ont tous été amputés le 19 mars 1924 dans le bras désossé. Tous ces animaux ont régénéré l'avant-bras et la main. L'un d'eux, qui avait été amputé vers le haut du segment désossé, a régénéré en outre un bras complet, la base n'étant plus distincte. Deux autres ont reformé une partie du bras.

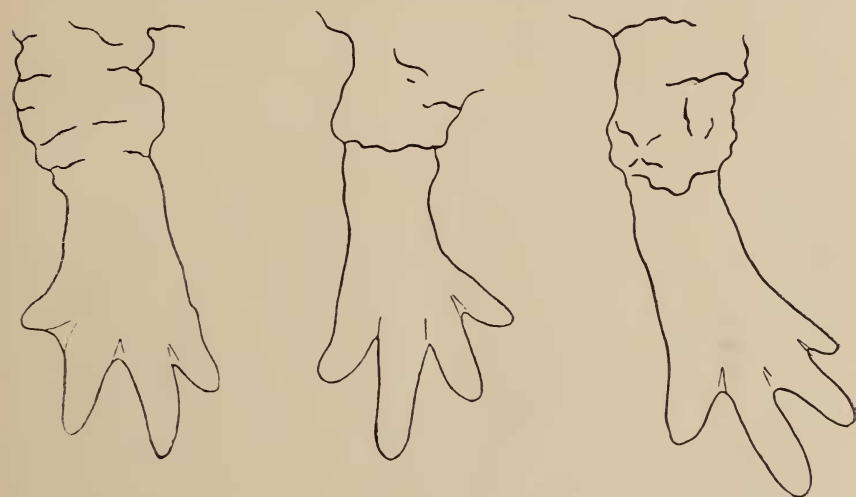
4^{me} série. — 12 Tritons subissent, le 17 mars 1924, l'extraction de la ceinture scapulaire et de l'humérus. Ils sont amputés dans le bras désossé dès que la plaie est guérie. Le 22 septembre, neuf Tritons ont régénéré l'avant-bras et la main, deux d'entre eux ayant en outre reformé une partie du bras. Les trois autres, qui n'avaient pas régénéré, ont été réamputés à cette date. L'un d'eux régénéra par la suite les segments zeugopodique et autopodique; un autre mourut, n'ayant encore reformé qu'un bourgeon. Le troisième animal ne régénéra pas (le côté témoin ayant régénéré).

En résumé: Sur 28 animaux opérés, un seul ne régénéra pas, malgré une réamputation. 2 autres Tritons ne présentèrent de régénération qu'après avoir été réamputés 6 mois après l'opération. 20 Tritons ont régénéré le zeugopode et l'autopode; 5 animaux reformèrent une partie du stylo-pode en plus des deux segments

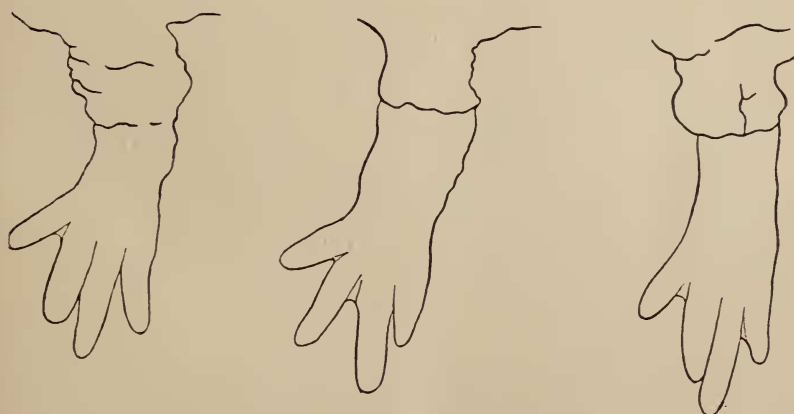
distaux; un animal, amputé au haut du segment désossé, a régénéré les trois segments.

Résumé de la série A.

Sur 177 animaux ayant subi l'extraction de l'os du stylo-pode avec amputation dans ce segment désossé, 170 ont régénéré (7



A



E

FIG. III.

Pattes antérieures en régénération: A, après extraction de l'humérus et amputation dans le bras; E, après extirpation des os humérus et scapulum et amputation dans le bras.

exceptions). 2 animaux ont régénéré l'autopode, le zeugopode et le stylopode, ayant été amputés au haut de ce segment. 26 Tritons, chez lesquels le niveau de section passait à mi-hauteur du moignon désossé, ont reformé une partie du stylopode, le zeugopode et l'autopode. 140 animaux enfin ont régénéré le zeugopode et l'autopode seuls.

SÉRIE B. AMPUTATIONS DANS LE ZEUGOPODE (JAMBE OU AVANT-BRAS).

Série B I. Extraction du tibia et du péroné avec amputation dans la jambe désossée.

1^{re} série. — 10 Tritons, opérés le 18 décembre 1923, ont été amputés le même jour dans le zeugopode désossé. Tous les animaux ont régénéré le pied. Le segment zeugopodique, déjà court par lui-même, a été raccourci encore par la rétraction consécutive au désossement et à l'amputation; quelque temps après l'opération il n'est plus possible de distinguer la partie ancienne de la partie régénérée, de sorte qu'il est malaisé d'établir si une partie du zeugopode n'a pas été également régénérée (on verra plus loin que si le moignon n'est plus reconnaissable, c'est qu'il contient des os normaux régénérés qui, lui rendant sa rigidité, l'ont effectivement déplié).

2^{me} série. — 10 Tritons subissent, le 17 janvier 1924, l'extraction du tibia et du péroné. Ils sont amputés le 18 mars dans le segment désossé. Ils ont tous régénéré un pied. Dans la plupart des cas, la limite entre les parties anciennes et nouvelles est difficile à établir (moins cependant que dans la première série); chez un animal, au contraire, le moignon zeugopodique est net et plissé.

En résumé, les 20 animaux opérés ont tous régénéré. La partie désossée étant très courte, elle ne se distingue plus, en général, au bout de peu de temps.

Série B II. Extraction du radius et du cubitus avec amputation dans l'avant-bras désossé (fig. IV A).

16 Tritons ont été opérés entre le 17 et le 27 juin 1924 (1 animal a été opéré en février) et amputés le 10 juillet. Ils ont tous régénéré. Quatorze d'entre eux ont reformé une partie de l'avant-bras et

la main (dans un cas cette main ne possédait que trois doigts). Les deux autres, chez lesquels l'amputation avait été pratiquée tout au bas du moignon désossé, n'ont régénéré que la main. Ici encore, le segment désossé étant très court, il est parfois difficile de préciser le niveau exact d'amputation.

Série B III. Extraction des os fémur, tibia, péroné et amputation dans la jambe désossée (fig. I B).

1^{re} série. — 6 Tritons ont été opérés le 14 janvier 1924 (l'un d'eux a été opéré le 26 janvier) et amputés le 25 mars. Ils ont tous régénéré. Quatre d'entre eux n'ont reformé que le pied qui, dans un cas, ne présentait que quatre doigts; chez ces animaux, le moignon désossé était très long et fortement plissé. Un Triton a reformé en outre une petite zone zeugopodique, le moignon étant de taille considérable. Le 6^{me} animal, amputé vers le haut du segment zeugopodique, a régénéré la jambe et le pied. Le moignon, plissé, était relativement court.

2^{me} série. — 4 animaux, dont l'un opéré le 18 mars 1924, 2 autres le 23 avril et le 4^{me} le 31 mai de la même année, ont été amputés, dans chaque cas, quelques jours après l'opération, la guérison de la plaie étant achevée. Un de ces animaux, amputé assez haut, a régénéré la jambe et le pied; dans ce cas, le moignon était court et peu plissé; un autre a reformé une partie de la jambe et le pied; les deux derniers n'ont régénéré que le pied. L'un d'eux ne présente que 4 doigts; le moignon est très fortement plissé.

En résumé: Les 10 animaux opérés ont tous régénéré le pied; 3 d'entre eux, amputés vers le haut du segment zeugopodique, ont régénéré en outre une partie plus ou moins grande de ce segment; dans ces cas le moignon était évidemment beaucoup moins long. L'extraction des os des segments stylopodique et zeugopodique, intéressant une grande partie du membre, provoque, par la contraction et le plissement du moignon désossé, un très grand raccourcissement de la patte.

Série B IV. Extraction des os humérus, radius, cubitus et amputation dans l'avant-bras désossé (fig. IV B).

1^{re} série. — 10 Tritons ont été opérés du 8 au 12 février 1924 et amputés le 18 mars; neuf d'entre eux ont régénéré, alors que le

10^{me} s'est simplement cicatrisé et n'a pas produit de régénérat. Des neuf animaux ayant régénéré, trois, amputés vers le haut du segment zeugopodique, ont reformé l'avant-bras et la main, un autre a régénéré la main et une partie de l'avant-bras seulement.

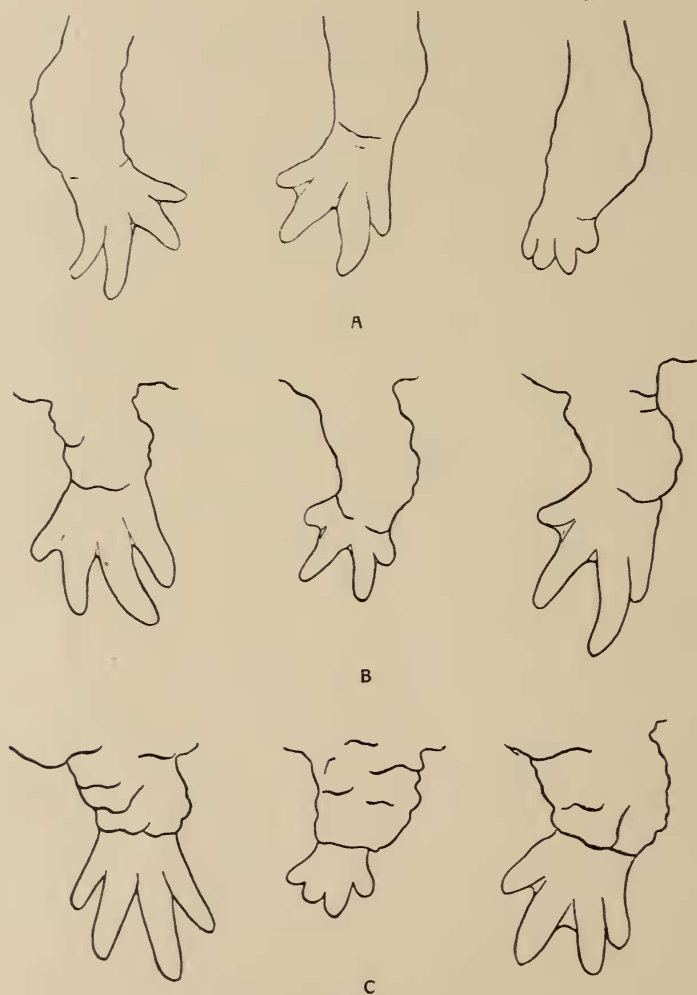


FIG. IV.

Pattes antérieures en régénération: A, après extraction des os radius et cubitus et amputation dans l'avant-bras; B, après extraction des os humérus radius et cubitus, amputation dans l'avant-bras; C, après extraction des os scapulum, humérus, radius et cubitus, amputation dans l'avant-bras.

Cinq Tritons, amputés vers le bas du moignon désossé, ont régénéré la main; ce moignon est relativement long et très plissé.

2^{me} série. — 10 animaux, opérés le 25 avril 1924, ont été amputés immédiatement après guérison, le 2 mai (l'un d'eux a été opéré et amputé au mois de juin). Le 22 septembre, six seulement avaient régénéré. Des quatre autres, qui furent réamputés à cette date, deux seulement régénérèrent par la suite, les deux autres se cicatrisant à nouveau. Deux animaux moururent, n'ayant pu encore reformer qu'un bourgeon (un et deux mois après l'amputation). Un Triton régénéra une partie de l'avant-bras et la main, les cinq autres ne reformèrent qu'une main.

En résumé: Sur vingt animaux opérés, 17 ont régénéré (2 d'entre eux seulement après réamputation). 2 moururent à un stade trop jeune pour que l'on puisse reconnaître la différenciation en segments. 5 Tritons reformèrent une partie plus ou moins grande de l'avant-bras et la main, les 10 autres ne reformèrent que la main. Comme dans la série précédente, B III, le moignon est très plissé et le membre considérablement raccourci. Enfin 3 Tritons font exception et n'ont pas régénéré, malgré une nouvelle amputation.

Série B V. Extraction de la ceinture scapulaire, des os humérus, radius, cubitus et amputation dans l'avant-bras désossé (fig. IV C).

9 Tritons, opérés entre le 21 janvier et le 8 février 1924, ont été amputés le 15 mai (l'un d'eux, opéré le 8 février, fut amputé le 26 du même mois). Tous les animaux ont régénéré. Chez l'un d'entre eux, le régénérat est resté au stade de bourgeon pendant plus de 5 mois; tous les autres ont reformé la main (un d'eux, amputé plus haut, a régénéré en outre une grande partie du zeugopode). Le moignon est toujours relativement volumineux, très plissé, et le membre très raccourci.

Résumé de la série B.

Sur 75 animaux ayant été amputés dans le zeugopode désossé, 72 ont régénéré. 6 Tritons, chez lesquels le niveau de section intéressait le haut de ce segment, ont reformé tout le zeugopode et l'autopode. 38 Tritons ont reformé une partie du zeugopode et l'autopode. 24 Tritons ont régénéré uniquement l'autopode.

SÉRIE C. AMPUTATIONS DANS L'AUTOPODE (PIED OU MAIN)

Série C I. Extraction des os tibia, péroné et des os du tarse avec amputation dans le pied désossé (fig. II A).

7 Tritons subissent cette opération, cinq le 16 janvier et deux le 23 février 1924. Tous ont été amputés le 18 mars, et tous ont régénéré. L'un d'entre eux, pour lequel le niveau de section se trouvait au haut du segment autopodique, a reformé ce segment tout entier et présente 5 doigts. Deux animaux ont régénéré une partie de l'autopode, l'un formant 4, l'autre 5 doigts. Quatre Tritons n'ont régénéré que des doigts (au nombre de 4, dans trois cas, au nombre de 3 dans le quatrième cas).

Dans ces opérations, le segment stylopodique a conservé son squelette. Le moignon désossé est toujours plissé et se distingue facilement de la partie régénérée.

Série C II. Extraction des os radius, cubitus et des os du carpe avec amputation dans la main désossée (fig. V A).

1^{re} série. — 7 Tritons ont été opérés entre le 30 janvier et le 13 février 1924. Ils ont été amputés le 18 mars. Ils ont tous régénéré. Un animal, amputé vers le haut du segment autopodique, a reformé une main à 4 doigts. Dans deux cas, la section ayant passé vers le milieu de ce segment, il y a eu formation respectivement de 3 et de 4 doigts, ainsi que d'une petite zone autopodique. Quatre Tritons, amputés tout au bas de la main désossée, n'ont régénéré que les doigts: l'un d'entre eux en présente quatre, deux autres trois, et le dernier deux petits doigts tout à fait rudimentaires.

2^{me} série. — 2 Tritons, opérés le 18 mars et le 23 avril 1924, ont été amputés immédiatement après guérison. Ils ont régénéré quatre doigts, l'un d'eux reformant en outre une partie de la main.

En résumé, les 9 Tritons opérés ont tous régénéré. L'un d'eux, amputé au haut de l'autopode, a reformé complètement ce segment; 3 Tritons ont régénéré une partie de l'autopode, les 5 autres n'ont reproduit que les doigts (2 à 4).

Série C III. Extraction du radius ou du cubitus et des os du carpe, avec amputation dans la main désossée.

1^{re} série. — 7 Tritons ont été opérés le 8 février et le 18 mars et amputés le 15 mai 1924. Un seul n'a pas régénéré. Il y a eu,

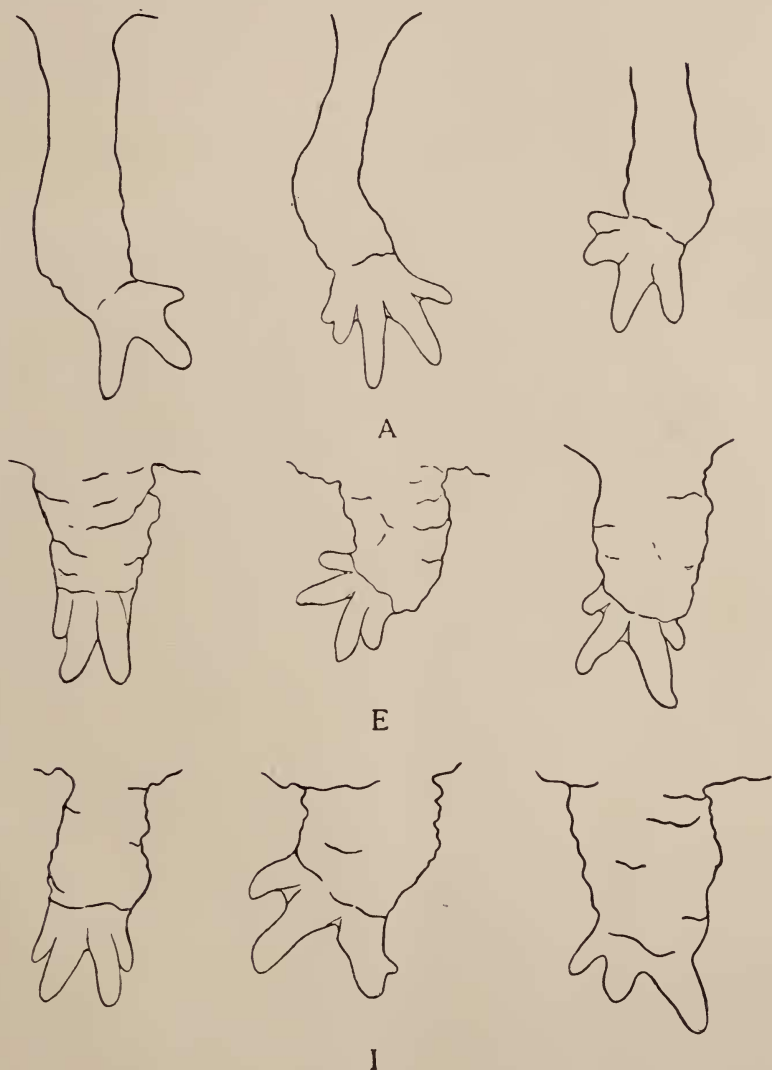


FIG. V.

Pattes antérieures en régénération après amputation dans le carpe, précédée de l'extirpation des os radius, cubitus et du carpe (A), ou humérus, radius, cubitus et du carpe (E), ou des mêmes os avec le scapulum en plus (I).

dans trois cas, reformation d'une partie de l'autopode et de quatre doigts; dans les trois autres cas, l'animal ne régénérera que trois (1 cas) ou quatre doigts.

2^{me} série. 3 animaux subissent l'opération le 8 février et sont amputés quelques jours après (22 février 1924). L'un d'entre eux a régénéré une partie de l'autopode et trois doigts. Les deux autres ont respectivement reformé quatre et trois doigts.

En résumé: Sur 10 animaux opérés, 5 n'ont régénéré que les doigts, 4 ont reformé en outre une partie de la main. Le 10^{me} est mort trois mois après l'amputation sans avoir présenté trace de régénération. Au mois d'octobre (1^{er} examen au mois de juillet), lorsque la régénération est terminée, la limite du moignon désossé (qui se réduit ici au segment autopodique, le zeugopode contenant un de ses deux os) est malaisée à préciser.

Série C IV. Extraction des os fémur, tibia, péroné et des os du tarse avec amputation dans le pied désossé (fig. II B).

Les 6 Tritons ayant subi cette opération ont tous régénéré. L'un d'eux, opéré le 6 février 1924, amputé le 15 avril, est mort le 21 juin alors que le régénérat n'était qu'au stade de bourgeon. Deux Tritons, opérés le 26 janvier et le 14 février, amputés environ 15 jours après l'opération, ont régénéré un pied complet, le niveau de section ayant intéressé le haut du segment autopodique. Un animal, opéré le 18 janvier, amputé le 10 février, a reformé une partie de l'autopode et les doigts, alors qu'un autre, opéré le 14 février et amputé 15 jours plus tard, n'a régénéré que 4 doigts. Le 6^{me} Triton enfin, qui n'avait pas encore régénéré le 26 septembre, environ 7 mois après amputation (opéré le 14 février, amputé le 1^{er} mars), a subi une nouvelle amputation à cette date et a régénéré par la suite, ne reformant qu'un seul doigt.

Chez tous ces animaux, le moignon est grand et très plissé, ce qui provoque un très fort raccourcissement du membre.

Série C V. Extraction des os humérus, radius, cubitus et des os du carpe, avec amputation dans la main désossée (fig. V E).

Les 7 Tritons soumis à cette expérience ont tous régénéré. L'un d'entre eux, opéré le 18 mars et amputé le 26 mars dans le zeugo-

pode, a reformé une partie de ce segment ainsi que la main. Il s'agit d'une régénération à point de départ stylopodique. Un autre animal, opéré aux mêmes dates, a régénéré un autopode complet, l'amputation ayant intéressé le haut de ce segment. Les autres Tritons, opérés en février, mars et mai 1924 et amputés 1, 2 et 3 mois après l'opération, n'ont régénéré que 4, 3 et même un seul doigt. Le moignon désossé est très volumineux et fortement plissé.

Série C VI. Extraction de la ceinture scapulaire, des os humérus, radius, cubitus et des os du carpe, avec amputation dans la main désossée (fig. VI).

9 Tritons subissent cette opération entre le 22 janvier et le 9 février 1924. Ils sont amputés le 15 mai, soit environ 3 mois plus tard. Deux animaux, opérés respectivement le 22 janvier et le 23 avril, sont amputés un mois après l'opération, alors qu'un animal opéré le 2 février subit l'amputation au bout de 15 jours. Ces 9 Tritons ont tous régénéré. L'un d'eux a reformé outre les doigts une partie de l'autopode. Trois animaux ont régénéré une très petite zone autopodique (l'un d'eux présente 5 doigts). Les six autres Tritons ont tous reformé trois doigts.

Ayant été complètement désossé, c'est le membre tout entier, à l'exception des doigts, qui représente ici le moignon. Celui-ci est donc très volumineux, fortement plissé et considérablement raccourci par rapport au membre normal témoin.

Résumé de la série C.

Sur 48 animaux opérés, il n'y a eu qu'un seul cas de non régénération. En ne tenant pas compte de la Série C III, dans laquelle l'exiguïté du moignon porterait peut-être préjudice à l'exactitude des résultats (c'est du reste dans cette série que s'est produit le cas unique où il n'y a pas eu de régénération), on voit que sur 38 Tritons, un animal, amputé trop haut, a régénéré le zeugopode et l'autopode, 6 animaux ont régénéré l'autopode entier, le niveau de section se trouvant au haut de ce segment, 21 ont régénéré la partie distale de l'autopode et les doigts, 28 enfin n'ont reformé qu'un nombre variable de doigts.

SÉRIE D. EXTRACTION DE LA CEINTURE SCAPULAIRE ET
AMPUTATION AU RAS DE L'ÉPAULE.

Toutes mes expériences ayant prouvé que la régénération se fait très bien en l'absence du squelette, il me parut intéressant de répéter les opérations de PHILPEAUX qui avaient abouti à un résultat contraire.

1^{re} série. — 17 Tritons subissent, le 10 novembre 1923, l'extraction de la ceinture scapulaire. Ils sont amputés immédiatement. Le 19 mars 1924, ils ne présentaient encore aucun phénomène de régénération, et j'ai pratiqué une nouvelle incision au ras de l'épaule à cette date. Le 8 juillet 1924, 16 de ces animaux étaient entrés en régénération, certains d'entre eux ayant déjà reformé le membre, d'autres ne se trouvant encore qu'au stade de bourgeon. Un seul Triton n'a pas régénéré.

2^{me} série. — 6 Tritons ont été opérés le 15 novembre 1923. Ils ont été amputés au ras de l'épaule et la ceinture scapulaire a été extraite sans incision, par la surface de section. N'ayant pas encore régénéré le 19 mars 1924, ils furent réamputés à cette date et présentèrent tous, le 8 juillet, des régénérats plus ou moins avancés.

3^{me} série. — 4 Tritons, opérés le 7 novembre 1923 et amputés de suite, durent être réamputés le 19 mars 1924. En même temps que la ceinture scapulaire, je leur avais extrait la plus grande partie des muscles de l'épaule. Trois d'entre eux régénérèrent par la suite, le 4^{me} se cicatrisa à chaque nouvelle réamputation.

4^{me} série. — 10 Tritons ont été opérés sans incision entre le 10 et le 13 mars 1924. Deux d'entre eux ne régénérèrent pas malgré réamputation (l'un d'eux n'a pas non plus régénéré le membre postérieur qui avait subi une extraction d'os). Les huit autres régénérèrent normalement, la plupart d'entre eux ayant déjà reformé un membre complet dès le 5 juillet.

5^{me} série. — 12 Tritons ont été opérés le 17 mars 1924 et amputés de suite. Un seul d'entre eux n'a pas régénéré.

6^{me} série. — 8 animaux, opérés le 9 et le 10 juin 1924, subissent l'extraction de la ceinture scapulaire et d'une partie des muscles de l'épaule. Cinq d'entre eux ont régénéré, les trois autres se sont simplement cicatrisés.

7^{me} série. — 9 Tritons, opérés en décembre 1923, subissent une

greffe de muscles dans l'épaule désossée. Cette greffe n'a joué aucun rôle et a probablement été résorbée. Sept d'entre eux ont régénéré. Les deux autres, qui furent réamputés le 10 octobre 1924, ne régénérèrent pas à nouveau.

8^{me} série. — 4 animaux ont été opérés le 22 mars sans incision. Trois d'entre eux ont régénéré.

J'ai refait également douze extractions partielles de la ceinture scapulaire et j'ai obtenu huit régénérations seulement, alors que PHILPEAUX accusait dans cette série 100 % de régénération.

En résumé: Sur 70 Tritons ayant subi l'extraction totale de la ceinture scapulaire, 59 ont régénéré. Les 11 autres, bien que réamputés à diverses reprises, se cicatrisèrent chaque fois. Ceci donne environ 15 % de non régénération, alors que dans les autres séries, ce pourcentage n'atteint pas 4 %.

CONCLUSIONS.

Abstraction faite de la série D, les expériences que je viens de rapporter montrent que sur 300 Tritons ayant subi des extractions de diverses parties du squelette des membres, suivies d'amputations à travers la région dépourvue d'os, 289 ont régénéré. Ces faits permettent de conclure que, ainsi que FRITSCH l'avait établi pour les larves d'Urodèles, chez les Tritons adultes l'absence du squelette n'entraîne en aucune manière la suppression de la régénération. Le détail des parties squelettiques régénérées, qu'il est difficile de préciser d'après le seul examen extérieur du membre, sera envisagé dans les chapitres qui suivent.

La régénération n'a fait défaut que dans 11 cas, ce qui représente une proportion de moins de 4 %. Il est difficile de préciser les causes pour lesquelles, dans ces rares cas, la régénération n'a pas eu lieu. D'une part, dans toutes les expériences de ce genre, on peut observer quelques résultats négatifs, alors même que la patte n'a subi aucune autre intervention que la simple amputation. D'autre part, il est possible que, dans certains cas, les nerfs aient été lésés au cours de l'extraction des os et que la cicatrisation se soit opposée à leur régénération propre. On sait que dans ses recherches sur l'influence du système nerveux dans la régénération des pattes, O. SCHOTTÉ (1926) a observé quelques cas comparables. Cette intervention partielle du système nerveux, supposé lésé,

paraît confirmée par le fait qu'après une nouvelle amputation la régénération, qui avait fait primitivement défaut, a pu apparaître. Il est probable alors que le temps écoulé entre les deux sections a été suffisant pour permettre la régénération des nerfs.

Il faut, en effet, ne pas perdre de vue que les segments privés de leur squelette subissent une rétraction considérable et que leurs limites sont alors difficiles à préciser; de plus, les parties régénérées peuvent se trouver plus ou moins incluses dans le moignon, si bien que certains segments, cependant présents, ainsi que le montre une étude plus précise, paraissent absents si l'on ne fait appel qu'à la morphologie externe. Il convient d'envisager séparément les résultats de la série D, parce qu'à la question de l'absence de squelette s'ajoute celle de la nécessité d'une certaine quantité de territoire spécifique pour que la régénération du membre puisse avoir lieu. C'est précisément ce problème que PHILIPPEAUX avait soulevé.

Dans ses expériences, cet auteur était arrivé à la conclusion qu'après extirpation du scapulum la régénération fait défaut dans 100 % des cas. La proportion des résultats négatifs que j'ai obtenue est beaucoup plus faible (11 sur 70), ne dépassant pas 15%. Cependant elle est manifestement plus élevée que dans toutes les autres séries, ce qui montre que ce n'est pas seulement l'extraction du scapulum qui est en cause.

J'ai, dans l'historique, rapporté les faits qui conduisent à penser que la régénération de la patte doit faire défaut si le territoire correspondant a été enlevé dans sa totalité. C'est en ce sens que, comme le faisait remarquer PHILIPPEAUX, il n'y a régénération d'un organe que s'il en reste une partie.

Bien que nous n'ayons aucune indication sur la technique utilisée par PHILIPPEAUX, il est plus que probable que cet auteur, opérant certainement sans asepsie, et laissant ses animaux se cicatriser dans l'eau, toutes les parties molles de l'épaule qu'il avait pu laisser en place ont été éliminées par nécrose et infection. C'est donc bien d'une extirpation complète du territoire épaule, et non seulement du scapulum, qu'il s'agit dans les expériences qu'il a rapportées.

En ce qui concerne les cas de non régénération que j'ai moi-même constatés, je ne puis envisager une semblable explication. Abstraction faite de la 3^{me} et de la 6^{me} série, l'ablation portait sur l'os de la ceinture à l'exclusion de la plus grande partie des

muscles, la plaie étant suturée s'il y avait eu incision et l'animal n'étant remis à l'eau, dans tous les cas, qu'après guérison.

Il est possible que les nerfs aient été sectionnés trop haut au cours de l'opération, et que la cicatrisation se soit opposée à leur régénération propre. Cette influence des nerfs paraît d'autant plus probable que, dans certain cas, la régénération qui avait fait primitivement défaut est apparue lors d'une deuxième amputation. Il se peut aussi que les phénomènes de cicatrisation et de désorganisation des parties molles consécutifs à l'extraction du scapulum soient responsables de l'absence de régénération. Quoi qu'il en soit, si les expériences montrent que l'extraction de l'os de la ceinture est une opération donnant un pourcentage plus élevé de non régénération que les opérations similaires faites sur d'autres segments, il n'en reste pas moins que dans 85 % des cas cette ablation n'a pas empêché la régénération du membre. Par suite, ce cas rentre également dans la catégorie générale des faits montrant que la régénération se fait même en l'absence du squelette.

II^{me} PARTIE**Les potentialités formatives des divers segments du membre.**

J'ai montré, dans la première partie de ce travail, que la suppression du squelette dans le segment qui est le siège de l'amputation — et souvent en outre dans les segments plus proximaux — n'inhibe en aucune façon la régénération du membre. Toutefois, en raison des phénomènes de rétraction que j'ai signalés, il est souvent difficile de définir exactement, d'après le seul aspect extérieur, quelles sont, dans chaque cas, les parties régénérées. Que celles-ci renferment un squelette de nouvelle formation, c'est ce que montrent déjà la consistance du membre régénéré et l'existence d'articulations. Encore est-il nécessaire de préciser la nature des pièces squelettiques qui ont été reconstituées.

Dans ce but, j'ai utilisé dès le début de mon travail la méthode radiographique¹. A condition d'attendre un temps suffisant (au moins 6 mois) pour que les parties squelettiques régénérées aient subi une ossification au moins partielle, les radiographies donnent des renseignements précis. Elles ont l'avantage de pouvoir être renouvelées à diverses périodes sur le même animal, si bien qu'il est possible de suivre les progrès de l'ossification et de la différenciation des parties. La méthode a, par contre, cet inconvénient que les cartilages sont pratiquement invisibles. C'est en particulier le cas, dans l'immense majorité des animaux, pour les pièces du carpe et du tarse.

Par contre les os des segments proximaux du membre, les métacarpiens et les os des phalanges, sont toujours bien apparents. Cette absence d'individualité du cartilage fait qu'il est impossible de reconnaître avec précision les contours exacts des extrémités épi-

¹ Toutes ces radiographies ont pu être effectuées au Laboratoire, grâce à la belle installation dont il est pourvu.

physaires, ainsi que leurs rapports au niveau des articulations. L'expérience m'a en outre appris que si, après une section à travers une cuisse dépourvue de fémur, la radiographie ne montre que la néoformation du tibia et du péroné, il peut cependant exister, en arrière de ces os, un petit cartilage, tenant la place de l'extrémité distale du fémur absent, et qui n'est pas visible sur la radiographie.

C'est pourquoi, au cours de mes recherches, j'ai été amenée à utiliser, après obtention d'épreuves radiographiques, la méthode histologique, plus laborieuse, mais qui fournit des résultats plus précis.

Les membres régénérés ont été fixés dans le liquide de Bouin contenant 7 % d'acide acétique, de façon à obtenir une décalcification plus rapide. Celle-ci a été parfois obtenue par la méthode classique de l'acide nitrique. Les coupes, assez épaisses (10 à 12 μ), ont été colorées à l'hémalum-éosine.

Lorsqu'en 1923 j'examinai les radiographies de mes premières séries d'expériences, je fus immédiatement frappée par le problème que soulevait la nature des parties squelettiques régénérées. En effet, dans les cas où la régénération s'était faite à partir de la cuisse privée de fémur, il y avait eu néoformation du squelette du pied et de la jambe, mais le fémur n'avait été en aucune manière reconstitué. Il semblait que le segment cuisse, point de départ de la régénération, ait eu la potentialité de régénérer le squelette des segments plus distaux, mais non son propre squelette. Par contre, dans trois cas où c'était le bras dépourvu d'humérus qui avait été amputé, la régénération avait abouti non seulement à la formation des os de la main et de l'avant-bras, mais aussi à celle d'un petit osselet situé plus en arrière, et correspondant à une partie de l'humérus enlevé.

On verra, dans l'étude analytique qui va suivre, que les cas sont loin d'être toujours comparables et qu'il est difficile de dégager, à ce point de vue, une règle générale. Si, par exemple, il s'agit d'une régénération à partir d'un stylopode dépourvu d'os, il y a bien généralement régénération de l'autopode et du zeugopode, mais les résultats varient en ce qui concerne le squelette du stylopode lui-même. Tantôt l'os de ce segment n'est en aucune manière reconstitué; tantôt on n'observe qu'un épaissement de l'une ou des deux extrémités proximales des os du zeugopode; tantôt il existe, en arrière de cet os, un nodule cartilagineux ou un peu ossifié; parfois

il y a eu reconstitution d'une véritable portion distale d'humérus ou de fémur terminée en pointe, ou par une section nette, du côté proximal. Dans certains cas enfin, l'os du stylopode est entièrement reformé et s'articule avec le bassin ou le scapulum.

Il est nécessaire, pour comprendre cette inconstance des résultats et chercher à dégager, malgré cette variabilité, une loi générale; de jeter un coup d'œil préalable sur les processus histologiques de la régénération du squelette. Je ne referai pas en détail l'exposé de ces phénomènes que l'on trouve bien décrits dans le travail de FRITSCH et dans celui de MORRILL. Le squelette du segment amputé ayant été enlevé, il ne peut être question ici d'une origine, même partielle, du nouveau squelette aux dépens de l'ancien. Ce qui est régénéré se fait à partir d'un blastème de nouvelle formation, constitué au début par un amas de cellules indifférenciées, dont l'origine est restée, jusqu'à présent, incertaine. Dans cet amas cellulaire, formé par exemple à la surface d'une cuisse amputée, se différencient d'abord deux trainées de cellules cartilagineuses qui correspondent aux premières ébauches du tibia et du péroné. Distalement, ces parties se bifurquent, donnant les ébauches de métatarsiens et de doigts; le tarse s'individualise peu à peu et se différencie dans le sens proximal.

Dans le cas où la régénération se fait à partir d'un segment pourvu de son squelette, une partie du blastème formateur vient se souder à la surface de section de l'os resté en place et contribue, en corrélation avec les phénomènes de prolifération propre de l'os, à reconstituer la partie distale de l'os intéressé par la section. Lorsqu'au contraire la régénération se fait en l'absence du squelette ancien, la partie la plus proximale du blastème, située en arrière des ébauches des os du segment suivant régénéré, peut être d'importance variable, formant une ébauche squelettique partielle, indépendante ou soudée aux os qui suivent. C'est ainsi que dans la régénération à partir du stylopode, ce reliquat du blastème formateur peut, lorsqu'il existe, constituer une extrémité distale de fémur ou d'humérus, ou un simple nodule sans morphologie définie, ou une portion soudée à la tête des os tibia et péroné, ou radius et cubitus.

Il résulte de ces considérations que la quantité de squelette régénéré dépendra avant tout de la masse du blastème formateur et de ce qui reste disponible en arrière, après que la différenciation

des parties plus périphériques a commencé. Cette relation entre la morphologie du régénérat et la masse du blastème formateur apparaîtra nettement dans certains cas particuliers.

Il y a, d'autre part, une relation certaine entre la masse du blastème formateur et le niveau qui sert de point de départ à la régénération. L'idée directrice qui servira, dans ce travail, à interpréter les divers cas, est que le point de départ réel de la régénération ne coïncide pas toujours avec celui de l'amputation (BISCHLER et GUYÉNOT, 1925). Il faut, en effet, noter avec soin que, les amputations étant généralement faites plusieurs jours après l'extraction de l'os, le segment à travers lequel sera pratiquée l'amputation est alors plissé et ratatiné sur lui-même par suite de la rétraction des muscles, et il est difficile et parfois impossible de préciser exactement, dans ce segment raccourci, à quel niveau a lieu l'amputation. De plus, les parties situées immédiatement en arrière de la surface d'amputation sont souvent mortifiées et éliminées sur une plus ou moins grande étendue, surtout si, comme cela arrive parfois, la blessure est infectée par des microbes ou des moisissures. Dans tous ces cas, le point de départ de la régénération, correspondant au niveau de formation du blastème squelettogène, est toujours situé en arrière de la surface d'amputation, plus proximale-ment; ceci permet de comprendre que les os régénérés, bien qu'appartenant au segment suivant, se trouvent si fréquemment inclus totalement ou partiellement à l'intérieur du moignon, c'est-à-dire à l'intérieur du segment qui a été amputé. On comprend ainsi que, dans bien des cas, une amputation, faite dans le bras, est suivie d'une régénération ayant son point de départ dans le segment plus proximal, c'est-à-dire dans l'épaule. Ceci deviendra presque la règle dans les cas où les segments amputés sont naturellement très courts (avant-bras, jambe), et souvent réduits virtuellement à rien par la rétraction des parties molles.

Ces deux sortes de considérations: relation entre la masse du blastème formateur et le nombre des pièces squelettiques formées; relation entre la masse du blastème et le niveau effectif de régénération, serviront de lignes directrices pour l'interprétation des résultats que je vais exposer.

CHAPITRE III.

AMPUTATIONS DANS LE STYLOPODE DÉPOURVU D'OS
(CUISSÉ OU BRAS) (SÉRIE A)SÉRIE A I. EXTRACTION DU FÉMUR ET AMPUTATION
DANS LA CUISSE.

1^{re} série. — 4 Tritons, opérés le 6 février 1923 et amputés quelques jours après, ont été radiographiés le 31 novembre 1923 (pas d'examen histologique). Chez trois Tritons, il semble, d'après l'aspect extérieur, qu'il n'y ait eu régénération que de l'autopode, le segment zeugopodique n'étant pas distinct et se confondant avec le moignon. La radiographie montre qu'il n'y a pas de fémur. L'animal (Pl. 5, fig. 1) possède par contre un tibia et un péroné, qui ne se trouvent pas dans la partie régénérée du membre, mais à l'intérieur du moignon stylopodique qui avait été désossé. Le moignon se distingue facilement du régénérat, il est plus large et fortement plissé. Ce moignon est assez long et les deux os se trouvent à sa base, fort éloignés du bassin. Il semble donc que le segment zeugopodique a été régénéré à l'intérieur du stylopode, ce qui explique son absence apparente à un simple examen extérieur. Le tarse, n'étant encore que cartilagineux, n'est pas visible sur les radiographies. La radiographie du 4^{me} Triton (Pl. 5, fig. 2), qui a reformé les os du zeugopode et l'autopode, montre qu'il y a eu en outre régénération d'un petit fémur, contenu dans le moignon, très court et paraissant soudé au bassin. Peut-être y a-t-il eu, au cours de l'opération, une lésion du bassin ayant pu être le siège d'une prolifération ayant joué un rôle dans la formation de ce fémur incomplet. Il est aussi très probable que, dans ce cas, le point de départ de la régénération s'est trouvé situé dans un niveau plus proximal que dans les cas précédents. Il est à remarquer — et cette observation se répétera — que l'ossification de ce fragment de fémur est moins avancée que celle du tibia et du péroné.

On voit, par comparaison, les résultats de la régénération du côté témoin; on aperçoit l'ancien fémur amputé, complété et en partie entouré par son extrémité distale régénérée.

2^{me} série. — 4 animaux, opérés le 15 mai 1923, amputés le 23 mai, ont été radiographiés le 23 septembre (pas d'examen histologique).

a) Deux d'entre eux n'ont, d'après l'aspect extérieur, régénéré que le pied; il s'agit de Tritons très amaigris. Le membre régénéré est excessivement grêle (il en est du reste de même pour la patte témoin). Il n'y a pratiquement plus de moignon, de sorte qu'il y a suppression effective du segment stylopodique. Chez un animal (Pl. 5, fig. 3), la radiographie montre la présence de deux petits os, tibia et péroné, situés tout au haut du régénérat, à la limite entre celui-ci et le corps lui-même; il n'y a pas trace de fémur. Chez l'autre Triton, le pied paraît directement attaché au tronc; on ne distingue pas de partie zeugopodique. Il y a peut-être un centre d'ossification au haut du pied, mais ceci est peu net.

b) Un Triton, ayant régénéré le zeugopode et l'autopode, présente à la radiographie un moignon assez volumineux, dépourvu de fémur. A sa base, et pénétrant en partie dans le régénérat, se trouvent un tibia et un péroné régénérés, leur portion la plus ossifiée (la plus sombre sur la radiographie) étant contenue en partie dans le moignon.

c) Le quatrième animal a régénéré le zeugopode et l'autopode. On distingue facilement le moignon désossé; à la limite entre celui-ci et le régénérat, on aperçoit un petit centre d'ossification représentant le péroné. Le tibia n'est pas encore visible (sa calcification n'est pas assez avancée). Il n'y a pas de fémur; le pied a quatre doigts.

3^{me} série. — 4 Tritons, opérés le 8 octobre 1923, ont été radiographiés le 18 juin 1924 (pas d'examen histologique). L'un d'entre eux a régénéré nettement la jambe et le pied. L'ossification n'étant pas encore très avancée, il est difficile de se prononcer sur la présence ou non d'os dans la radiographie. On aperçoit cependant des ombres correspondant au tibia et au péroné, placées dans le moignon.

Trois Tritons (Pl. 5, fig. 4) ont un moignon net mais dépourvu de fémur; il y a eu régénération d'un tibia et d'un péroné contenus en partie dans le moignon désossé.

4^{me} série. — 6 Tritons ont subi, le 22 mars 1924, l'extraction du fémur et d'une partie des muscles de la cuisse. Ils ont été radiographiés le 15 octobre, puis examinés histologiquement.

a) Chez un animal, la radiographie montre un tibia et un péroné contenus dans le moignon. Il n'y a pas de fémur. L'examen histo-

logique (fig. VI, 1) confirme ces faits. Le tibia et le péroné sont soudés au niveau de leurs extrémités proximales.

b) Les radiographies de deux Tritons (Pl. 5, fig. 5) ayant régénéré une partie de la jambe et le pied montrent qu'il y a eu régénération d'un tibia et d'un péroné, situés en partie dans le moignon, en partie dans le régénérat.

c) Trois Tritons (Pl. 5, fig. 6) ayant régénéré le zeugopode et l'autopode ont reformé un fémur partant du bassin. Les autres segments sont normaux. Ceci est confirmé par l'examen histologique, qui nous apprend en outre que, dans un cas, la partie tout à fait distale du fémur a été reproduite sous forme d'un gros nodule coiffant le tibia et le péroné, et présentant deux concavités correspondant à leurs têtes articulaires. Ce nodule n'était pas visible sur la radiographie, n'étant pas encore ossifié. Chez l'autre animal, il existe une bande osseuse en croissant réunissant les deux épiphyses proximales, qui sont régulières et arrondies.

5^{me} série. — 6 Tritons, opérés en décembre 1923, ont subi une greffe des muscles du bras à la place du fémur extrait par arrachement. Ces muscles ne semblent pas avoir exercé d'influence sur le résultat de la régénération (un cas exceptionnel). Les animaux ont été radiographiés le 15 novembre, puis les membres intéressants ont été fixés et coupés.

a) Chez deux animaux (Pl. 5, fig. 7) ayant régénéré le zeugopode et l'autopode, la radiographie montre qu'il n'y a pas eu néoforma-



FIG. VI.

Dessins de la région du genou, montrant divers types de régénération du squelette du zeugopode, avec ou sans nodule fémoral.

tion du fémur; par contre il y a un tibia et un péroné contenus en partie dans le moignon court et épais. Ceci est confirmé par l'examen histologique (fig. VI, 2 et 3). Un Triton a régénéré la jambe et le pied. La radiographie montre qu'il y a un tibia et un péroné situés dans le régénérat, mais pas de fémur. On ne distingue plus de moignon, de sorte que le segment zeugopodique, avec ses os régénérés, semble partir directement du corps. Un Triton, chez lequel la greffe de muscles du bras dans l'axe de la cuisse a peut-être joué un rôle, a régénéré un pied à quatre doigts et un deuxième bourgeon, qui ne s'est pas développé. On ne distingue pas le segment zeugopodique; il n'y a pas trace de fémur. La radiographie montre trois os parallèles, situés dans le moignon, soit le tibia, le péroné et un troisième os servant d'axe au bourgeon supplémentaire. Tout ceci est confirmé par l'examen histologique (fig. VI, 5).

b) Un Triton qui a régénéré le zeugopode et l'autopode ne présentait pas de fémur à la radiographie, mais un tibia et un péroné contenus presque entièrement dans le moignon. L'examen histologique, qui confirme les observations faites sur la radiographie, nous révèle en outre l'existence d'un tout petit nodule fémoral (fig. VI, 4).

c) Un des animaux a régénéré le stylopode, le zeugopode et l'autopode. Il n'y a plus de moignon distinct. La radiographie montre qu'il y a eu formation d'un fémur court, articulé au bassin (Pl. 5, fig. 8). Il y a un tibia et un péroné dans le zeugopode régénéré.

6^{me} série. — 7 Tritons, opérés le 10 juin 1924, amputés le même jour, ont été radiographiés le 15 octobre, puis fixés. Ils avaient subi une greffe de muscles du bras à la place du fémur extrait. Ils ont tous régénéré le zeugopode et l'autopode. Le moignon est plissé et relativement volumineux.

a) Chez trois Tritons, il n'y a pas d'os visibles sur la radiographie, l'ossification n'étant pas assez avancée. L'examen histologique nous apprend qu'il y a eu régénération d'un tibia et d'un péroné, en partie engagés dans le moignon. Chez l'un des animaux (fig. VI, 10), il n'y a pas trace de fémur, tandis que chez les deux autres on note la présence d'un petit nodule cartilagineux (fig. VI, 8 et 9), en arrière du tibia et du péroné.

b) Dans 4 cas, la radiographie (Pl. 5, fig. 9) montre un tibia et un péroné contenus en grande partie dans le zeugopode régénéré. L'examen histologique nous apprend qu'il y a eu, en outre,

régénération d'un nodule représentant la tête distale du fémur et contenu dans le moignon. Chez l'un des animaux (fig. VI, 6), ce nodule est assez grand; chez un autre (fig. VI, 7), il y en a deux placés côte à côte.

SÉRIE A II. EXTRACTION DE L'HUMÉRUS ET AMPUTATION DANS
LE BRAS.

1^{re} série. — 15 Tritons subissent cette opération entre le 28 juin et le 10 juillet 1924. Ils sont amputés, immédiatement après guérison, dans le bras désossé. Ils sont radiographiés le 28 octobre, soit environ trois mois après l'amputation, puis examinés histologiquement.

Un des animaux (Pl. 5, fig. 10), amputé très haut, a régénéré une grande partie du bras, l'avant-bras et la main; le moignon est très court et la radiographie montre qu'il y a eu régénération d'un humérus.

Tous les autres ont été amputés entre le coude et le milieu du segment désossé. Six Tritons ont régénéré, ainsi que le montre la morphologie externe, une partie du stylo-pode, le zeugopode et l'autopode. Cinq d'entre eux ont reformé un humérus incomplet, le sixième un nodule huméral, contenus en partie dans le moignon. Les os radius et cubitus sont normaux. Dans quatre cas, il n'y a eu régénération apparente que des segments zeugopodique et autopodique, mais le moignon stylo-podique contient un humérus régénéré et incomplet. Deux animaux, ayant régénéré le zeugopode et l'autopode, ont aussi reformé dans le moignon un nodule huméral qui n'est pas visible sur la radiographie. Les deux derniers Tritons enfin, qui ne paraissent pas non plus avoir formé d'humérus sur la radiographie, n'ont pas été examinés histologiquement. Un seizième animal, opéré au mois de mai, a reformé un humérus contenu en partie dans le moignon.

2^{me} série. — 7 Tritons ont été opérés par arrachement de l'humérus entre le 28 juin et le 1^{er} juillet (amputation à mi-hauteur). Ils ont été radiographiés le 28 octobre (4 mois après). Voici les résultats de cette série:

a) 4 animaux n'ont pas reformé d'humérus, ainsi que cela résulte des radiographies et des examens histologiques. Chez l'un d'eux (fig. VII, 1), la tête du radius est arrondie et recourbée en crosse

au-dessus du cubitus, qui est plus petit et dépourvu de tête articulaire.

b) Chez un Triton, il existe un nodule huméral contenu dans le moignon (fig. VII, 2).

c) Chez 4 animaux qui ont extérieurement régénéré une partie du stylo-pode, le zeugopode et l'autopode, on observe un humérus qui paraît complet (fig. VII, 3).

3^{me} série. — En janvier 1925, 75 Tritons subissent l'extraction soignée de l'humérus, l'amputation étant pratiquée au bout de

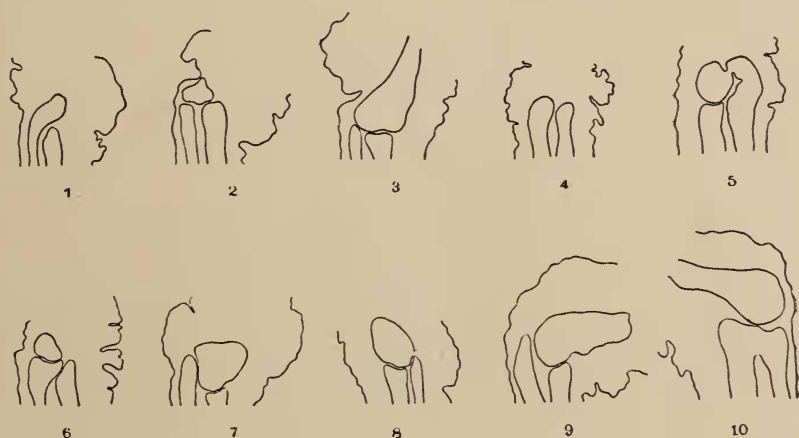


FIG. VII.

Dessins de la région du coude, montrant divers types de régénération du squelette du zeugopode avec ou sans nodule huméral.

quelques jours tout au bas du stylo-pode désossé. Au mois d'octobre, ils avaient régénéré l'avant-bras et la main et les membres intéressants ont été fixés pour être examinés histologiquement.

a) Chez 19 animaux, il n'y a eu aucune régénération du squelette du stylo-pode, mais seulement formation d'un radius, d'un cubitus et de la main (fig. VII, 4). Dans certains cas, la tête de l'un des os de l'avant-bras est anormalement développée et recourbée en crosse (fig. VII, 5).

b) Dans 28 cas, l'examen histologique montre la présence, en arrière du radius et du cubitus, d'un tout petit nodule cartilagineux (fig. VII, 6).

c) Dans 25 cas, il y a eu formation d'un nodule huméral un peu plus gros, mais de volume très variable (fig. VII, 7, 8 et 9).

d) Dans trois cas enfin, il y a eu régénération d'un humérus plus ou moins complet (fig. VII, 10).

Résumé des séries A I et A II.

Je résumerai les résultats des deux séries précédentes, où l'amputation a été pratiquée à travers le segment proximal du membre, sous forme d'un tableau indiquant ce qui a été reconstitué du fémur ou de l'humérus extirpé.

Membres postérieurs.

Fémur.

Complet	Partiel	Représenté par un nodule	Absent	Total des cas
3	2	8	18	31 -

Membres antérieurs.

Humérus.

Complet	Partiel	Représenté par un nodule	Absent	Total des cas
9	9	57	23	98

On voit que sur 129 animaux examinés, l'os stylopodique n'a été reformé en aucune manière dans un nombre assez élevé de cas (41). Ces cas négatifs traduisent bien l'incapacité du segment stylopodique, quand il est le siège effectif de la régénération, à reconstituer son os propre. Dans 65 cas, le fémur ou l'humérus n'ont également pas été reconstitués, mais on observe, en arrière des os tibia et péroné ou radius et cubitus, un nodule cartilagineux, souvent très petit, quelquefois plus volumineux, coiffant l'un des os du zeugopode ou les deux, de forme très variable, qui tient la place qu'occuperait normalement l'épiphyse, ou une partie de l'épiphyse, de l'os stylopodique. Ces nodules représentent évidemment un reliquat postérieur du blastème squelettogène. Ce qui le montre nettement, c'est que parfois ce reliquat de tissu ne prend pas la forme d'un nodule indépendant mais reste soudé à la tête de l'un des os du zeugopode, lui formant ainsi une extrémité élargie et

recourbée. Parfois aussi il se partage en deux nodules. Tout donne l'impression qu'il n'y a pas eu, dans son évolution, tendance à une morphologie bien définie, comme c'est au contraire le cas pour les os du zeugopode et de l'extrémité distale du membre. Ce n'est que dans 11 cas que ce reliquat prend une forme plus définie, sans doute en raison de son plus grand volume initial. Enfin dans 12 animaux seulement, soit un peu moins de 10 % des cas, il y a eu reconstitution d'un os stylopodique complet, ou à peu près tel, dont l'existence correspond sans doute à une régénération ayant eu un point de départ situé très en arrière, à la limite de l'épaule ou du bassin ou dans le territoire basilaire. Ce qui le montre, c'est que cet os est généralement articulé avec le bassin ou le scapulum, se trouve donc situé en grande partie dans le territoire de la ceinture.

SÉRIE A III. EXTRACTION DE LA CEINTURE SCAPULAIRE ET DE L'HUMÉRUS, AVEC AMPUTATION DANS LE BRAS.

1^{re} série. — 3 Tritons subissent cette opération le 6 juillet 1923. Ils sont radiographiés à deux reprises, 6 mois et une année après l'opération. Les radiographies montrent que la ceinture scapulaire n'a pas été reformée. Le moignon stylopodique, très raccourci, contient un petit humérus tout à fait incomplet, beaucoup plus court que le radius et le cubitus contenus dans le régénérat (Pl. 5, fig. 11 et 12).

2^{me} série. — 2 Tritons ont été opérés le 8 octobre 1923 et amputés quelques jours après. Les radiographies, faites 6 mois plus tard, montrent, dans un seul cas, la présence d'un petit humérus incomplet situé dans le moignon; le régénérat renferme un radius et un cubitus. L'autre animal a régénéré un radius et un cubitus contenus dans le moignon, mais il n'y a pas d'humérus visible sur la radiographie. La ceinture scapulaire n'a pas été reformée.

3^{me} série. — 9 Tritons, opérés entre le 19 janvier et le 9 février 1924, ont été amputés le 19 mars et radiographiés le 15 octobre (7 mois après). L'un d'eux a reformé une partie du bras, l'avant-bras et la main. La radiographie montre qu'il y a eu régénération d'un humérus court et épais, situé dans le moignon et dans le régénérat. Il n'y a pas de ceinture scapulaire. Les autres segments sont normaux (Pl. 5, fig. 13).

Un Triton a régénéré extérieurement l'avant-bras et la main. La radiographie montre qu'outre un radius et un cubitus régénérés, il existe un grand humérus, situé dans le moignon. Ceci est confirmé par l'examen histologique.

Quatre Tritons ayant reformé l'avant-bras et la main présentent, sur la radiographie, un radius et un cubitus dont les parties proximales se trouvent engagées dans le moignon; l'examen histologique révèle, en outre, l'existence d'un très petit nodule huméral (fig. VIII, 1, 2, 3, 4), qui n'est pas visible sur la radiographie (Pl. 5, fig. 14), sauf dans un cas (Pl. 5, fig. 15).

Les radiographies de deux animaux ayant régénéré l'avant-bras et la main montrent un radius et un cubitus situés en partie dans le moignon, en partie dans le régénérat. Il n'y a ni ceinture, ni humérus. L'examen histologique montre que, dans un cas, les os zeugopodiques sont en partie soudés entre eux (fig. VIII, 5); dans l'autre cas (fig. VIII, 6), l'épiphyse proximale du radius est renflée en boule. Il n'y a pas de nodule huméral.

Le dernier Triton, enfin, ne présente à la radiographie qu'un seul os (radius ou cubitus), en partie dans le moignon, en partie dans le régénérat (Pl. 5, fig. 16). Il n'y a ni ceinture scapulaire, ni humérus. L'examen histologique montre qu'il y a un radius bien développé et un cubitus incomplet (fig. VIII, 7).

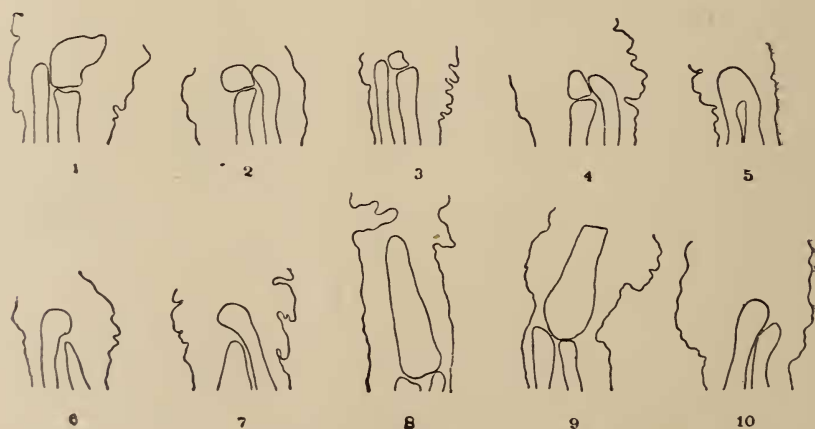


FIG. VIII.

Dessins de la région du coude montrant divers types de régénération du squelette après extraction du scapulum et de l'humérus et amputation dans le bras.

4^{me} série. — 9 Tritons ont été opérés le 17 mars et amputés quelques jours après. Ils ont été radiographiés 7 mois plus tard. Deux d'entre eux ont régénéré la moitié du stylopode, le zeugopode et l'autopode. Il y a eu formation d'un humérus, contenu en partie dans le moignon. Chez l'un d'eux, cet os est incomplet et se termine dans le moignon par une pointe effilée (fig. VIII, 8), ainsi que le montre l'examen histologique.

Deux animaux ont régénéré l'avant-bras et la main. La radiographie montre que le moignon contient un humérus régénéré assez long, mais incomplet et comme coupé carrément (fig. VIII, 9).

Chez un cinquième animal, n'ayant reformé apparemment que l'avant-bras et la main, la radiographie montre que le radius et le cubitus pénètrent en partie dans le moignon qui contient en outre un humérus incomplet. L'examen histologique nous apprend que cet humérus s'arrête nettement à l'intérieur du moignon, sans présenter d'épiphyse proximale, comme s'il avait été sectionné en cet endroit.

Un sixième Triton, ayant régénéré l'avant-bras et la main, présente un nodule huméral étiré en largeur. Le radius et le cubitus sont de forme bizarre et raccourcis.

Dans un septième cas, la radiographie montre qu'il y a eu régénération d'un radius et d'un cubitus dont les extrémités proximales pénètrent dans le moignon. Celui-ci contient en outre un tout petit nodule huméral.

Un huitième animal, n'ayant pas régénéré, a dû être réamputé le 22 septembre. Il a été examiné histologiquement au stade de bourgeon: celui-ci contient un radius et un cubitus; il n'y a pas de nodule huméral. Le moignon est volumineux.

Le 9^{me} Triton enfin, ayant régénéré l'avant-bras et la main, a reformé un radius et un cubitus contenus presque entièrement dans le moignon. Il n'y a pas trace d'humérus. Ceci est confirmé par l'examen histologique (fig. VIII, 10).

Résumé de la série A III.

23 animaux ayant subi l'extraction de la ceinture scapulaire et de l'humérus et amputés dans le bras désossé, ont été examinés au point de vue de la régénération des os. Il y a eu 11 cas de régénération de l'humérus; chez deux d'entre eux, cet os est bien déve-

loppé, contenu en partie dans le moignon, en partie dans le régénérat; dans les neuf autres cas, il ne s'agit que d'un os incomplet et contenu entièrement dans le moignon. Il y a eu 6 cas de formation d'un simple nodule huméral, très petit chez quatre de ces animaux. Enfin, dans 6 cas, il n'y a eu aucune formation, même réduite à un nodule, représentative de l'humérus. Le radius et le cubitus régénérés sont en partie engagés dans le moignon.

Dans aucun cas la ceinture scapulaire n'a été reformée.

RÉSUMÉ DES SÉRIES A (AMPUTATIONS DANS LE STYLOPODE).

Si l'on examine maintenant l'ensemble des résultats fournis par les amputations faites à travers le stylopoде désossé, sur 152 animaux, dont 23 ont subi l'ablation de l'humérus et de la ceinture scapulaire, 98 l'ablation de l'humérus et 31 l'ablation du fémur, on voit nettement que l'os du stylopoде n'a été vraiment régénéré que dans un faible pourcentage des cas (14, soit un peu moins de 10 %). Dans 20 cas, la régénération de cet os est restée très partielle, celui-ci étant constitué par l'épiphyse distale et un morceau plus ou moins grand de diaphyse, terminé en pointe et plus rarement par une surface plane, comme si l'os avait été coupé carrément. Dans 71 cas, il n'y a pas d'humérus ou de fémur à proprement parler, mais seulement un nodule cartilagineux, reste de l'ébauche squelettique primitive, et dont la forme et les dimensions sont très variables. Enfin, dans 47 cas, ce rudiment manque et la régénération n'a abouti qu'à la formation exclusive des os du zeugopode et de l'autopode. Dans aucun cas, la ceinture scapulaire (enlevée dans 23 essais) n'a été régénérée.

Ces expériences montrent bien que, en principe, le segment proximal du membre (bras ou cuisse) dépourvu d'os est capable de régénérer très régulièrement le squelette des segments plus distaux, mais non son propre squelette. Cependant, au cours de la différenciation des os du zeugopode aux dépens du blastème de régénération initial, il est resté souvent, en arrière, une petite partie inutilisée qui peut, soit rester soudée à l'un des os zeugopodiques, soit devenir indépendante ou même se partager en deux fragments. L'ensemble de ces cas, absence complète de régénération ou simple nodule tenant plus ou moins la place de l'épiphyse sans en avoir la morphologie, représente la grande majorité des résultats (77 %).

Les cas où s'observe la régénération de l'os stylopodique, toujours situé très proximale, à l'intérieur d'un court moignon et en partie dans la ceinture, correspondent aux résultats d'une régénération ayant eu son point de départ dans le territoire du bassin ou de l'épaule et non plus dans la cuisse ou le bras. Ils expriment les potentialités propres au segment basilaire du membre.

CHAPITRE IV.

AMPUTATIONS DANS LE ZEUGOPODE DÉPOURVU D'OS (JAMBE OU AVANT-BRAS) (SÉRIE B)

SÉRIE B I. EXTRACTION DU TIBIA ET DU PÉRONÉ AVEC AMPUTATION DANS LA JAMBE.

Cette série comprend 20 animaux, dont 14 ont été examinés au moyen des radiographies ou des coupes histologiques.

1^{re} série. — 6 Tritons, opérés le 17 janvier 1924, amputés le 18 mars, ont été radiographiés le 15 octobre (7 mois après). Chez cinq de ces animaux ayant régénéré un pied, la radiographie montre la présence d'un tibia et d'un péroné régénérés, contenus dans le moignon; dans trois cas, ce dernier est très net, alors que dans les deux autres il est plus difficile de distinguer la partie ancienne de la partie régénérée (Pl. 5, fig. 17). La vérification histologique a été faite sur deux animaux; dans un cas, le péroné est plus ou moins soudé au fémur (fig. IX, 1).

Le sixième animal paraît également n'avoir régénéré que le pied, mais l'examen radiographique montre la présence, à l'intérieur du moignon, de deux centres d'ossification dont l'un est beaucoup plus petit que l'autre. L'examen histologique (fig. IX, 2) nous apprend que l'un d'eux représente le tibia régénéré, alors que l'autre n'est qu'un tout petit nodule osseux situé près de la tête humérale, et provenant peut-être d'une lésion de la capsule articulaire. Il y a un grand espace entre ce nodule et le tarse, ce qui semble montrer qu'il ne s'est pas formé à partir du blastème de régénération. L'absence du péroné a entraîné la déviation du pied vers l'arrière par rapport à l'axe du membre.

2^{me} série. — 8 Tritons, opérés le 18 décembre 1923 et amputés le même jour, ont été radiographiés 10 mois après l'opération (15 octobre 1924). A ce moment, il n'est plus possible de distinguer la partie ancienne de la partie régénérée; chez 7 animaux, en effet,

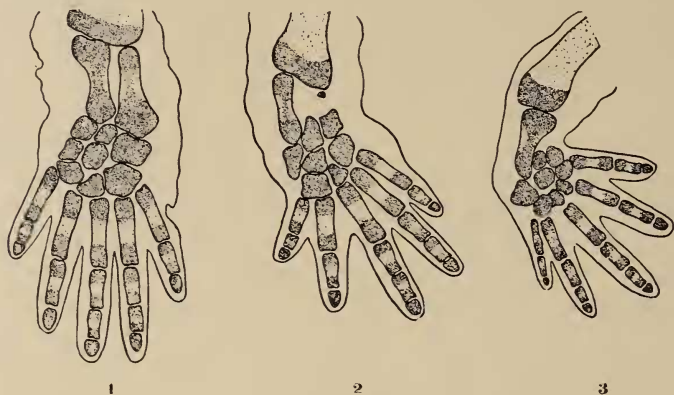


FIG. IX.

Reconstruction, d'après les coupes, du squelette régénéré dans 3 cas après extraction du tibia et du péroné et amputation dans la jambe (série B I).

le tibia et le péroné ont été régénérés à l'intérieur du moignon, de sorte que celui-ci est à nouveau pourvu d'un axe rigide (Pl. 5, fig. 18). Le pied est normal.

Le 8^{me} Triton a régénéré un pied qui n'est pas dans le prolongement direct de l'axe de la jambe, mais dévié vers l'avant (fig. IX, 3). Ceci est dû à ce que, comme nous le montrent la radiographie (Pl. 5, fig. 19) aussi bien que l'examen histologique, le péroné seul a été régénéré. La tête fémorale semble en outre avoir proliféré.

SÉRIE B II. EXTRACTION DU RADIUS ET DU CUBITUS AVEC AMPUTATION DANS L'AVANT-BRAS.

17 animaux de cette série, opérés le 27 juin 1924, amputés le 10 juillet, ont été radiographiés le 15 octobre (3 mois et demi après amputation), puis examinés histologiquement.

a) 10 Tritons ont été amputés à mi-hauteur du moignon désossé, et ont, d'après l'aspect extérieur, reformé une partie de l'avant-

bras et la main. Sept d'entre eux ont régénéré le radius et le cubitus qui se trouvent en général contenus en partie dans le moignon (fig. X, 1); le carpe est normal. Ces os ont été révélés soit par la méthode radiographique, soit par la méthode histologique dans les cas où l'ossification n'était pas assez avancée pour permettre de les distinguer sur la radiographie.

Un Triton a régénéré un seul os de l'avant-bras, le cubitus, grand et bien formé, ainsi qu'un carpe présentant un petit os supplémentaire (fig. X, 2). Un autre a reformé une sorte de cubitus représenté par deux morceaux distincts; en outre l'os carpien radial est prolongé en arrière et remonte à côté de ce cubitus (fig. X, 5). Un Triton a régénéré deux os qui se suivent dans le moignon (fig. X, 4).

b) 4 Tritons, amputés vers le haut du segment désossé, ont

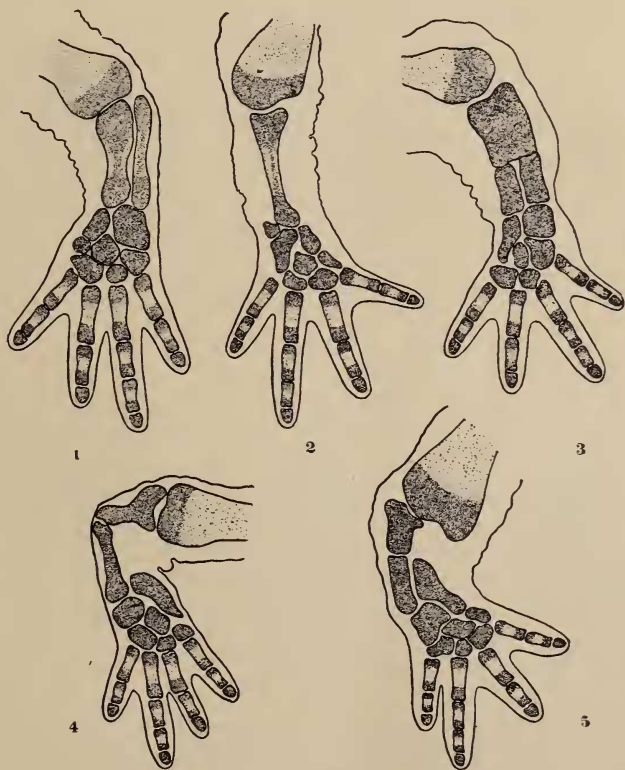


FIG. X.

Reconstruction, d'après les coupes, de 5 cas de régénération du squelette après extraction des os radius et cubitus et amputation dans l'avant-bras (série B II).

régénéré une partie de l'avant-bras et la main. Ils ont tous reformé le radius et le cubitus, engagés en partie dans le moignon. Dans un cas, ce moignon ne se distingue plus de la partie régénérée.

c) 3 animaux, amputés au bas du zeugopode désossé, n'ont apparemment régénéré que la main. Dans un cas, il y a eu néo-formation d'un radius et d'un cubitus contenus dans le moignon; dans un autre, la radiographie montre deux os situés dans le moignon, tandis que l'examen histologique nous apprend l'existence d'un os unique, assez large, et situé dans l'axe du moignon, qui se partage plus bas de façon à former deux os occupant la partie distale du moignon (fig. X, 3); le carpe est normal. Le 3^{me} animal n'a pas reformé les os de l'avant-bras; entre l'humérus et le carpe, qui est irrégulier, se trouve un petit nodule osseux qui n'est pas visible sur la radiographie.

Résumé des séries B I et B II.

31 animaux ayant subi l'extraction des os du zeugopode, avec amputation dans ce segment, ont été examinés au point de vue de la régénération osseuse. Remarquons tout de suite que ce segment, naturellement court, est très réduit par suite de la rétraction consécutive à l'extraction des os, et se trouve encore diminué par l'amputation. Le moignon zeugopodique ne dépasse que de fort peu la tête articulaire de l'os stylopodique. Comme la régénération débute en outre en arrière du niveau extérieur d'amputation, le cône régénératif doit partir en réalité de l'extrémité tout à fait proximale de la cuisse ou du bras. On ne sera donc pas étonné de trouver que, dans presque tous les cas (24 sur 31), il y ait eu régénération des os zeugopodiques. Il y a eu 7 exceptions: dans 6 cas, régénération d'un seul des os, dans 1 cas, absence de régénération de ces os, mais par contre présence d'un nodule dans le moignon. Au bout de quelque temps, il devient généralement impossible de distinguer ce qui a été le moignon désossé, car, grâce à la régénération de ses os, il a repris toute sa rigidité.

L'autopode est normal.

SÉRIE B III. EXTRACTION DES OS FÉMUR, TIBIA, PÉRONÉ, ET AMPUTATION DANS LA JAMBE.

Cette série comprend 10 animaux dont 9 ont été examinés au point de vue de la régénération des os.

1^o 4 Tritons ont été opérés le 14 janvier 1924 et amputés le 25 mars. L'un d'eux étant mort, sa patte a été fixée le 14 juillet 1924. Il a régénéré un petit pied à quatre doigts. Le moignon, constitué par le stylopode et le zeugopode désossés, avait la longueur du stylopode de la patte témoin. Les coupes histologiques montrent un moignon très plissé, complètement dépourvu d'os. Le pied régénéré contient un tarse régulier, mais réduit, composé de 6 os. L'extrémité supérieure du péronéal, assez allongé, pénètre dans le moignon et se termine par une sorte de renflement (fig. XI, 1).

Un deuxième animal est mort le 21 juillet, et sa patte a été fixée à cette date. Il a régénéré un pied à cinq doigts; le moignon

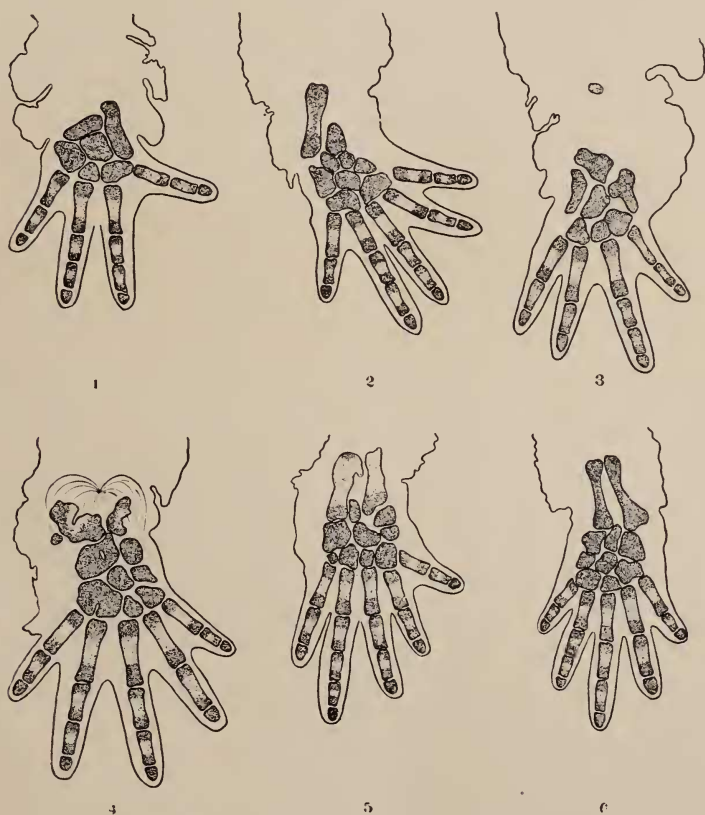


FIG. XI.

Reconstruction, d'après les coupes, de 6 cas de régénération du squelette après extraction des os fémur, tibia et péroné et amputation dans la jambe (série B III).

est très plissé. Il y a un tarse complet, formé de 7 os. En outre, il y a eu régénération d'un péroné complet, placé dans le moignon, et de l'extrémité distale du tibia (fig. XI, 2).

Un autre Triton est mort le 22 août (régénérat de 5 mois). Il y a un tarse complet, formé de 7 os. Il existe un tout petit nodule osseux, sans signification spéciale, dans le moignon (fig. XI, 3).

Le quatrième animal a été radiographié le 10 octobre, soit 7 mois après l'amputation. Extérieurement il a régénéré un pied; le moignon est très grand, et la radiographie révèle la présence, à son intérieur, d'un tibia et d'un péroné. Les coupes montrent qu'il s'agit là de deux petits os très incomplets et irréguliers. Ils sont entourés de muscles régénérés, partant en tourbillon d'un point central placé entre eux, dans le moignon, et montrant nettement le point de départ du processus régénératif. En outre, il existe encore un tout petit nodule situé au-dessous du péroné. Le tarse est d'aspect régulier et formé de 7 os (fig. XI, 4).

2° Trois Tritons, opérés le 26 janvier, le 18 mars et le 31 mai, ont été amputés vers le milieu du segment zeugopodique (l'un d'eux 2 mois, les autres quelques jours après l'opération) au haut du moignon, qui est relativement court. Une partie de la jambe a été régénérée. Les radiographies du 10 octobre révèlent la présence d'un tibia et d'un péroné régénérés (Pl. 5, fig. 20). L'examen histologique confirme ces faits. Dans un cas, le tibia et le péroné sont bien développés et situés en partie dans le moignon (fig. XI, 5);

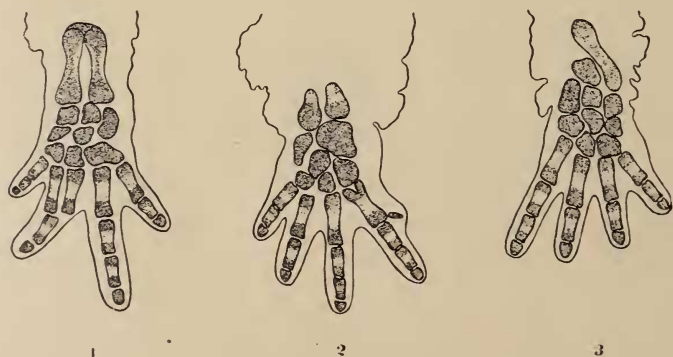


FIG. XII.

Reconstruction, d'après les coupes, de 3 cas de régénération du squelette après extraction des os fémur, tibia, péroné et amputation dans la jambe (série B III).

le tarse est irrégulier, formé de 9 os. Dans le deuxième cas, ces os sont contenus presque totalement dans le moignon, leurs épiphyses distales se trouvant seules dans la partie régénérée (fig. XI, 6). Chez le 3^{me} animal, le tibia et le péroné sont bien développés et il y a, en outre, à leur sommet, un petit pont osseux réunissant leurs têtes proximales, ces têtes étant placées dans le moignon alors que le reste des deux os fait partie du régénérat (fig. XII, 1).

3^o Deux Tritons, opérés le 23 avril, amputés le 10 mai, ont été radiographiés 5 mois après l'amputation (10 octobre). Le moignon est grand, il y a eu régénération d'un pied. Chez l'un deux, la radiographie montre de petits os, tibia et péroné, au bas du moignon. L'examen histologique confirme ces faits: le tibia et le péroné, entièrement contenus dans le moignon, sont très incomplets, de la taille des os du tarse qui est bien formé mais ne comprend que 6 os (fig. XII, 2).

Chez l'autre animal, la radiographie nous révèle un tibia et un péroné situés en haut du moignon. L'examen histologique nous apprend que le tibia est entier, alors que le péroné se réduit à un petit os d'aspect comparable à un os du tarse, qui est ici tout à fait complet (8 os). Les deux os zeugopodiques sont entièrement contenus dans le moignon, ainsi que la partie tout à fait proximale du tarse (fig. XII, 3).

SÉRIE B IV. EXTRACTION DE L'HUMÉRUS, DU RADIUS ET DU CUBITUS, ET AMPUTATION DANS L'AVANT-BRAS.

Cette série comprend 20 animaux dont 14 ont été examinés au point de vue de la régénération des os.

1^{re} série — 9 Tritons ont été opérés entre le 8 et le 12 février 1924, amputés le 18 mars et radiographiés le 15 octobre (7 mois après l'amputation); les membres intéressants ont été fixés et examinés histologiquement

1^o 4 animaux, chez lesquels l'amputation avait été pratiquée vers le haut du segment zeugopodique, ont régénéré l'avant-bras et la main. Chez deux d'entre eux, la radiographie montre un radius et un cubitus situés en partie dans le régénérat, en partie dans le moignon. Chez un troisième, le cubitus est complet, un peu recourbé, le radius est un simple nodule (fig. XIII, 1). Le quatrième animal est mort le 23 septembre et sa patte a été fixée à cette date. Il y

avait régénération du radius et du cubitus, ainsi que d'un nodule huméral

2^o 5 Tritons n'ont apparemment régénéré que la main, le moignon étant très volumineux. Chez l'un d'eux, la radiographie montre la présence d'un os régénéré dans le moignon. L'examen histologique nous apprend qu'il y a eu régénération d'un cubitus incomplet, du sommet duquel part un faisceau de muscles régénérés, et d'un petit nodule radial. Le carpe est complet (fig XIII, 2). Le radius et le cubitus, ainsi que la partie supérieure du carpe, se trouvent dans le moignon qui est très plissé.

Chez un deuxième animal, la radiographie montre un cubitus situé au milieu du moignon. L'examen histologique confirme qu'il y a eu régénération d'un cubitus assez allongé, entièrement contenu

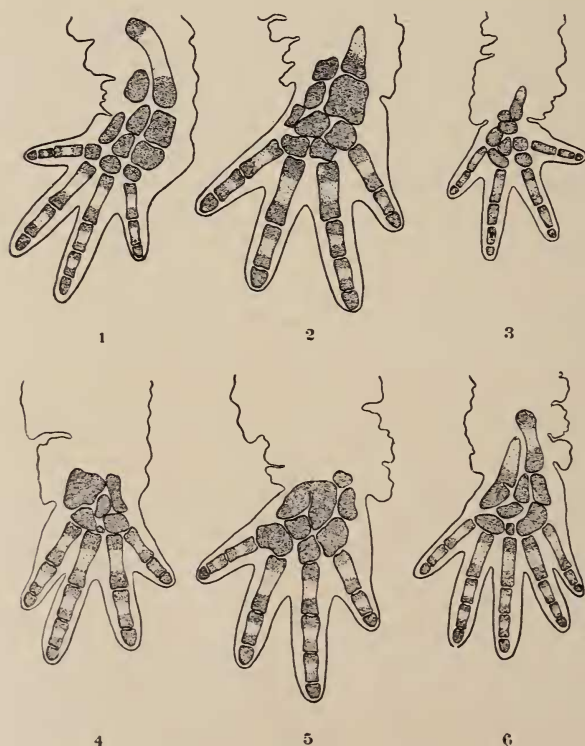


FIG. XIII.

Reconstruction, d'après les coupes, du squelette régénéré dans 6 cas, après extraction des os humérus, radius, cubitus et amputation dans l'avant-bras (série B IV).

dans le moignon. Il y a encore un très petit nodule radial. Le carpe ne comprend que 5 os, mais il est d'apparence régulière.

Un troisième animal a été fixé le 23 juillet. Il a régénéré un radius incomplet et un petit nodule cubital; le carpe est irrégulier (fig. XIII, 3).

Enfin, deux animaux (Pl. 5, fig. 24) n'ont régénéré ni le radius, ni le cubitus; le carpe seul a été reformé (fig. XIII, 4).

2^{me} série. — 4 Tritons ont été opérés le 25 avril, amputés le 2 mai et radiographiés 5 mois plus tard (15 octobre).

Chez trois de ces animaux, le moignon est long et la main paraît avoir été seule régénérée. Dans deux cas, il n'y a pas d'os visibles sur la radiographie et l'examen histologique de l'un de ces animaux nous apprend qu'il n'y a eu régénération que d'un carpe irrégulier, présentant un tout petit nodule supplémentaire (fig. XIII, 5). Le 3^{me} Triton présente un petit point d'ossification sur la radiographie. L'examen histologique montre qu'il y a eu régénération d'un petit radius incomplet, et d'un tout petit nodule cubital, contenus dans le moignon.

Le quatrième animal a régénéré une partie du zeugopode et l'autopode. Le moignon est assez long, mais le régénérat y pénètre en coin. Sur la radiographie, on voit un radius bien marqué et une ombre légère que l'on pourrait prendre pour un cubitus; la vérification histologique nous apprend qu'il s'agit en réalité de l'os cubital qui se prolonge en arrière dans le moignon, à côté de la base du radius, qui est complet et présente une partie ossifiée (fig. XIII, 6).

Enfin 1 Triton a été opéré le 7 juin et amputé le 25 juin; extérieurement, il n'a régénéré que la main. La radiographie du 15 octobre montre qu'il y a eu formation d'un cubitus dans le moignon. L'examen histologique confirme ce fait; il y a un cubitus complet mais pas de radius. Le carpe est très irrégulier. Il semble que l'amputation a été un peu oblique.

Résumé des séries B III et B IV.

22 animaux ayant subi l'extraction des os du stylopode et du zeugopode, avec amputation dans le segment zeugopodique désossé, ont été examinés au point de vue de la régénération osseuse.

6 animaux, ayant été amputés un peu haut, ont régénéré une

partie du zeugopode. Ils présentent des os zeugopodiques complets, situés en partie dans le moignon, en partie dans le régénérat; deux d'entre eux présentent même un tout petit nodule stylopodique. Quatre animaux ont régénéré un os zeugopodique bien développé, situé dans le moignon, et un petit nodule osseux représentant ce qui a été formé du deuxième os. Deux animaux présentent un seul os zeugopodique bien développé qui se trouve placé dans le moignon; chez l'un d'eux, un des os de l'autopode se prolonge en arrière dans le moignon, tenant la place du rudiment d'un deuxième os zeugopodique. 5 animaux n'ont formé que deux petits nodules dans le zeugopode. Enfin 6 animaux n'ont pas régénéré d'os zeugopodiques, mais seulement le squelette de l'autopode.

SÉRIE B V. EXTRACTION DE LA CEINTURE SCAPULAIRE, DE L'HUMÉRUS, DU RADIUS ET DU CUBITUS, AVEC AMPUTATION DANS L'AVANT-BRAS.

Cette série comprend 7 animaux examinés au point de vue de la régénération des os. Ils ont tous été opérés en janvier et en février 1924, amputés le 15 mai et radiographiés le 15 octobre, soit 5 mois après l'amputation.

Deux Tritons, amputés vers le haut du segment zeugopodique, ont régénéré l'avant-bras et la main. Le moignon est court. Il y a un radius et un cubitus dans le régénérat. L'examen histologique révèle, en outre, l'existence d'un nodule huméral.

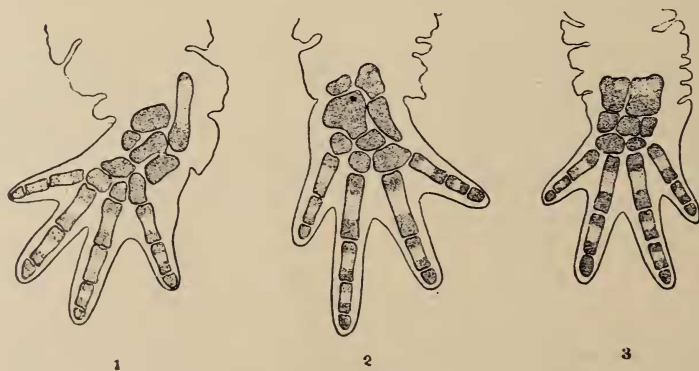


FIG. XIV.

Reconstruction, d'après les coupes, du squelette régénéré dans 3 cas, après extraction des os scapulum, humérus, radius et cubitus et amputation dans l'avant-bras (série B V).

Les cinq autres Tritons, chez lesquels le moignon était très grand, n'ont, d'après l'aspect extérieur, régénéré que la main. Chez l'un d'eux, la radiographie montre un cubitus à la base du moignon. A l'examen histologique, nous voyons un carpe irrégulier, un petit cubitus allongé, ossifié, et un nodule cartilagineux arrondi jouant le rôle d'une épiphyse radiale (fig. XIV, 1).

Chez un deuxième animal (fig. XIV, 2), il y a eu régénération d'un carpe et de deux petits nodules situés dans le moignon et qui représentent tout ce qui a été reconstitué du radius et du cubitus (radiographie et examen histologique).

La radiographie du 3^{me} Triton (Pl. 5, fig. 22) présente deux points d'ossification dans le moignon que la vérification histologique nous apprend être l'os radial et le cubital-intermédiaire déjà partiellement ossifiés. Il n'y a ni ceinture scapulaire, ni humérus, ni radius, ni cubitus. Le carpe est formé de 6 os (fig. XIV, 3).

Chez le quatrième animal, la radiographie révèle la présence, à l'intérieur du moignon, d'un tout petit radius et d'un assez grand cubitus; il n'y a ni scapulum, ni humérus. L'examen histologique montre que ce cubitus est assez complet et se trouve entièrement contenu dans le moignon. Par contre, il n'y a pas de radius à proprement parler, et c'est à un prolongement de l'os radial, remontant vers l'arrière, qu'il faut attribuer le deuxième point d'ossification visible sur la radiographie. Le carpe est complet (fig. XV, 1).

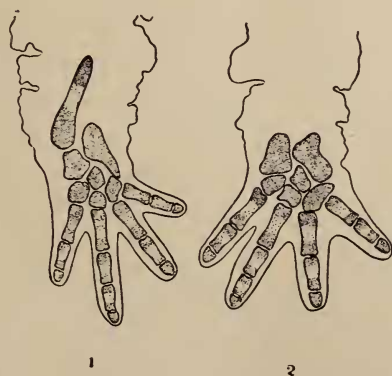


FIG. XV.

Reconstruction, d'après les coupes, de 2 cas de régénération du squelette, après extraction des os scapulum, humérus, radius, cubitus et amputation dans l'avant-bras (série B V).

Les coupes histologiques de la patte du cinquième animal montrent qu'il n'y a eu régénération que du carpe; il n'y a ni humérus, ni radius, ni cubitus (fig. XV, 2).

Résumé de la série B V.

Sur 7 animaux examinés et ayant tous régénéré l'autopode, 2, amputés assez haut dans le segment autopodique, ont régénéré le radius, le cubitus et un petit nodule huméral. Un animal a reformé un petit cubitus et un nodule radial; un autre a également régénéré un petit cubitus, et l'os radial pénètre dans le moignon, remontant à côté de ce cubitus. Un animal a régénéré deux petits nodules zeugopodiques; enfin, dans deux cas, il n'y a eu régénération que du carpe.

La ceinture scapulaire n'a jamais été reformée et l'humérus n'est représenté que dans un cas, par un petit nodule.

RÉSUMÉ DES SÉRIES B (AMPUTATIONS DANS LE ZEUGOPODE).

Il convient de considérer à part les séries B I et B II dans lesquelles le moignon se réduisait au segment zeugopodique, déjà court par lui-même, raccourci encore par l'amputation et la rétraction consécutive. Le cône de régénération débutant toujours un peu en arrière de la surface d'amputation, il est compréhensible que, dans presque tous les cas, il y ait eu régénération des os du zeugopode. Ceci s'est produit en effet chez 24 Tritons sur 31, chez lesquels on observe les deux os complets ou incomplets. Il y a eu régénération d'un seul os du zeugopode dans 6 cas et, dans un dernier, le squelette de ce segment n'est représenté que par un petit nodule.

Si, par contre, on examine en bloc les séries B III, IV et V, où l'extraction d'os a porté non seulement sur le zeugopode, mais encore sur le stylopode, ce qui permet d'obtenir un moignon beaucoup plus long, on constate que c'est avec une plus grande fréquence que le zeugopode a pu être le point de départ effectif de la régénération et manifester ainsi ses potentialités propres. En effet, sur 30 cas, les os du zeugopode n'ont été en aucune manière régénérés chez 8 animaux, et on peut ajouter à cette série 2 cas où il n'existe, en arrière de l'autopode, que de très petits nodules sque-

lettiques. Dans 19 cas, il n'y a eu régénération véritable que d'un seul os du zeugopode, souvent accompagné d'un petit nodule tenant la place de l'os absent. Enfin, dans 8 cas, les deux os ont été reformés d'une façon plus ou moins totale.

CHAPITRE V.

AMPUTATIONS DANS L'AUTOPODE (PIED OU MAIN) (SÉRIES C)

SÉRIE C I. EXTRACTION DES OS TIBIA, PÉRONÉ ET DU TARSE, AVEC AMPUTATION DANS LA BASE DU PIED.

7 animaux subissent cette opération. 4 d'entre eux, dont 3 opérés le 16 janvier et un le 3 février, tous amputés le 18 mars 1924, ont été radiographiés le 15 octobre (soit 7 mois après l'amputation), puis examinés histologiquement.

1^o Un Triton a été amputé un peu trop haut, c'est-à-dire que la section passait non plus par l'autopode, mais dans la base du segment zeugopodique. Il a régénéré un pied. Le moignon est court. La radiographie montre qu'il y a eu régénération d'un tibia et d'un péroné très courts, qui semblent contenus dans le moignon. Celui-ci, qui contient donc un axe squelettique normal, n'est ni plissé, ni raccourci, et ne se distingue pas très facilement de la partie régénérée. Les coupes histologiques (fig. XVI, 1) montrent que ce tibia et ce péroné sont des os d'apparence irrégulière, et soudés au fémur. Le tarse est normal. La régénération est partie du segment stylopodique, ayant la potentialité de régénérer le zeugopode.

2^o Un animal a régénéré une partie de l'autopode et les doigts; le moignon est long. La radiographie (Pl. 5, fig. 23) montre la présence d'un petit os dans le moignon. A l'examen histologique (fig. XVI, 2), on constate qu'il y a eu régénération d'un tarse très irrégulier dont un des os (le péronéal) se prolonge bizarrement en arrière dans le moignon (c'est cet os que l'on voit sur la radiographie). Il n'y a ni tibia, ni péroné, et le pied présente 4 doigts.

3^o Un animal n'a extérieurement régénéré que des doigts. Le

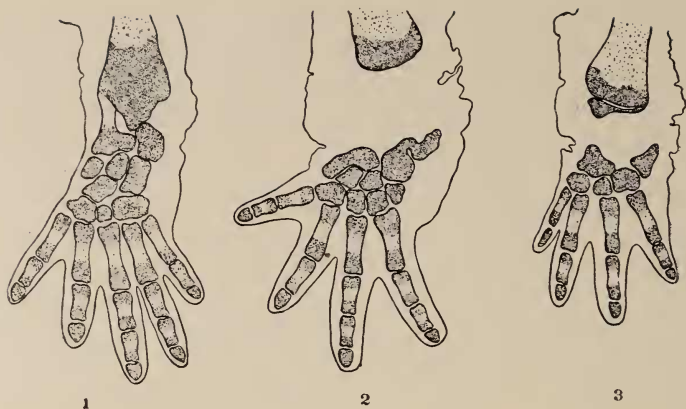


FIG. XVI.

Reconstruction, d'après les coupes, de 3 cas de régénération du squelette après extirpation des os tibia, péroné et du tarse et amputation dans le pied (série C I).

moignon est relativement long et la radiographie montre un os (tibia) à son intérieur. Il y a quatre doigts.

4° Un Triton a régénéré quatre doigts, le moignon est long et il n'y a pas d'os régénérés visibles sur la radiographie. L'examen histologique (fig. XVI, 3) prouve qu'il n'y a pas de tibia ni de péroné régénérés; le tarse est irrégulier et incomplet. Le fémur a dû être blessé, car il s'en détache une trainée osseuse qui contourne sa base. Il y a encore un petit nodule osseux, d'origine incertaine, au haut du moignon, juste au-dessous du fémur.

SÉRIE C II. EXTRACTION DES OS RADIUS, CUBITUS ET DU CARPE AVEC AMPUTATION DANS LA MAIN.

Cette série comprend 9 animaux, opérés aux mois de janvier et février 1924, amputés le 18 mars et radiographiés le 15 octobre, soit 7 mois après l'amputation, sauf le n° 8, opéré le 23 avril, amputé le 5 mai et qui n'avait ainsi qu'un régénérat de 4 mois au moment de l'examen radiographique.

N° 1. — Le moignon est grand et l'animal n'a régénéré extérieurement que trois doigts. Il n'y a pas d'os régénérés visibles sur la radiographie (Pl. 5, fig. 24). L'examen histologique (fig. XVII, 1)

nous apprend qu'il y a eu régénération d'un carpe très incomplet (3 os). Il n'y a pas de radius ni de cubitus régénérés, mais un nodule arrondi, situé au haut du moignon, tout près de l'humérus.

N° 2. — Cet animal n'a apparemment régénéré que la main (niveau d'amputation au haut de l'autopode). La radiographie montre un cubitus régénéré dans le moignon. A côté de ce cubitus (fig. XVII, 7), il existe encore un petit nodule représentant l'extrémité distale du radius, révélé par la méthode histologique.

N° 3. — Le régénérat ne montre extérieurement que des doigts. Il n'y a pas d'os visibles sur la radiographie. L'examen histologique (fig. XVII, 2) nous montre un carpe très irrégulier et un os de forme bizarre, jouant le rôle de radius ou de cubitus.

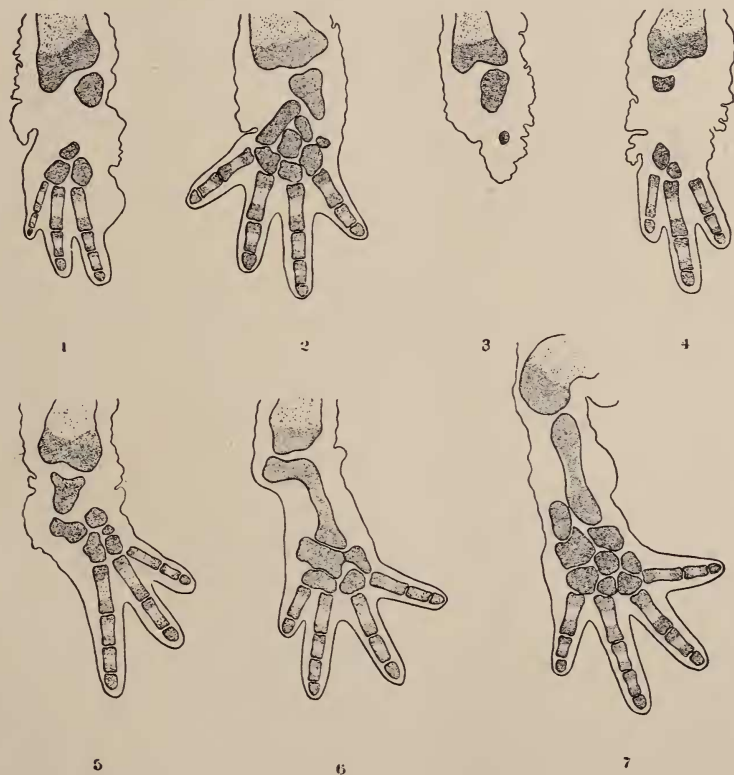


FIG. XVII.

Reconstruction, d'après les coupes, de 6 cas de régénération du squelette après extraction des os radius, cubitus et du carpe, et amputation dans la main (série C II).

N° 4. — Le moignon est long, et l'animal a régénéré trois doigts. Il n'y a pas d'os régénérés visibles sur la radiographie. L'examen histologique (fig. XVII, 4) nous montre un moignon long et plissé. Tout à sa base se trouvent deux petits os du carpe. Il y a trois doigts. Tout en haut du moignon on trouve une zone ossifiée, provenant sans doute d'une prolifération de la capsule articulaire blessée.

N° 5. — Le moignon est long. La radiographie ne montre pas d'os régénérés, tandis que l'examen histologique (fig. XVII, 5) nous révèle l'existence d'un seul os difforme dans le moignon, et d'un carpe rudimentaire. Il n'y a que trois doigts.

N° 6. — L'animal a extérieurement régénéré une main; le moignon est court et contient un cubitus très net sur la radiographie. L'examen histologique nous montre cet os, ainsi qu'un carpe à os supplémentaires.

N° 7. — Le moignon est relativement long; il y a eu régénération d'une sorte de doigt unique. La radiographie ne montre pas d'os. L'examen histologique (fig. XVII, 3) nous fait voir un assez gros nodule au milieu du moignon, et un tout petit os à la base du doigt.

N° 8. — L'animal n'a apparemment régénéré que la main. Le moignon est court, et la radiographie montre un os situé en partie dans le régénérat. L'examen histologique (fig. XVII, 6) confirme qu'il s'agit bien d'un os unique, dont la tête proximale se prolonge en une sorte de coupe entourant la base de l'humérus. Le carpe est irrégulier, les os sont soudés entre eux. Il y a quatre doigts.

N° 9. — L'animal a régénéré des doigts. Il n'y a pas eu régénération du radius et du cubitus, mais seulement d'un carpe incomplet; il y a eu, en outre, une prolifération de la capsule humérale, produisant une trainée osseuse qui l'entoure à sa base et qui est visible, sous forme d'une ombre légère, sur la radiographie.

Résumé des séries C I et C II (Extraction des os du zeugopode et de l'autopode, avec amputation dans l'autopode).

On doit s'attendre, théoriquement, à ce que, dans ces séries, où la partie basipodique de l'autopode a été le siège de l'amputation, il n'y ait régénération que des portions métapodique et acropodique des extrémités. En réalité, presque toujours, le point de départ effectif de la régénération est situé plus haut, soit à la limite des

segments stylopodique et zeugopodique (ce dernier toujours très fortement rétracté et réduit à peu de chose), soit dans le segment zeugopodique.

Dans le premier cas, il y a régénération non seulement du pied et de la main, mais encore des deux os zeugopodiques (1 cas). Par contre, dans le deuxième cas, où la régénération part du zeugopode, il n'y a régénération que d'un seul os (4 cas) ou de l'autopode seul (5 cas), ou bien le squelette zeugopodique n'est représenté que par un ou deux nodules informes, reliquats du blastème squelettogène (3 cas). En tout, pratiquement, sur 13 animaux, 12 ont régénéré à partir du zeugopode. On observe en outre une réduction des os du carpe ou du tarse, ainsi que des doigts, lorsque la régénération a eu son point de départ à la limite du zeugopode et de l'autopode.

SÉRIE C III. EXTRACTION DU RADIUS (OU DU CUBITUS) ET DES OS DU CARPE, AVEC AMPUTATION DANS LA MAIN.

Nous avons vu, dans les séries précédentes que, même après amputation dans la base de la main ou du pied, le point de départ de la régénération ne se faisait pas toujours dans le segment zeugopodique également privé de squelette, mais parfois plus haut, à la limite du stylopode. Ceci avait pour conséquence la régénération des os du segment zeugopodique, et pour cause la rétraction extrême de ce segment. Dans la série suivante, il a été laissé intentionnellement en place l'un des os de l'avant-bras, de manière à conserver à ce segment sa rigidité et ses dimensions. Dans ces conditions, en amputant à travers l'autopode désossé, on doit s'attendre à ce que la régénération ait son point de départ immédiatement en arrière, c'est-à-dire dans la partie la plus distale du zeugopode. S'il en est ainsi, il ne doit y avoir régénération que des os de la main, à l'exclusion de l'os de l'avant-bras extirpé. C'est, en effet, ce que l'on constate.

6 animaux de cette série, qui en comptait dix (dont un n'ayant pas régénéré), ont été examinés au point de vue de la régénération du squelette.

2 Tritons ont été opérés le 8 février, amputés le 22 février et radiographiés le 15 octobre 1924. L'os conservé (radius) est venu se placer dans l'axe de l'avant-bras; il s'articule à l'humérus sous un angle de 90 degrés. Chez un animal (Pl. 5, fig. 25), il y a eu régé-

nération d'un carpe dont la partie proximale est formée de deux os situés côte à côte dans le prolongement de l'axe du radius. En tout, ce carpe est formé de 8 os d'apparence régulière (fig. XVIII, 1). L'un d'eux est ossifié et seul visible sur la radiographie. Comme l'ossification des os du carpe régénéré est toujours extrêmement tardive, il est plus que vraisemblable que cet osselet a été laissé au moment de l'extirpation du squelette et appartient ainsi à l'ancien carpe. Le fait qu'il se trouve sur le même plan que l'un des os carpiens régénérés montre que le point de départ effectif de la régénération se trouvait bien situé en arrière de la zone d'amputation. Les doigts 3 et 4 sont plus ou moins soudés. Il y a eu une légère prolifération de la capsule articulaire humérale.

L'autre animal, qui a régénéré trois doigts, présente un gros os situé dans le prolongement du radius (fig. XVIII, 2). Cet os est en forme de croissant et, dans sa concavité, se trouve logé un carpe complet (6 os).

4 Tritons ont été opérés le 8 février, amputés le 15 mai et radiographiés le 15 octobre 1924 (5 mois après l'amputation), puis examinés histologiquement. Chez trois animaux, l'os conservé (cubitus) est resté à sa place et ne se trouve pas dans l'axe de

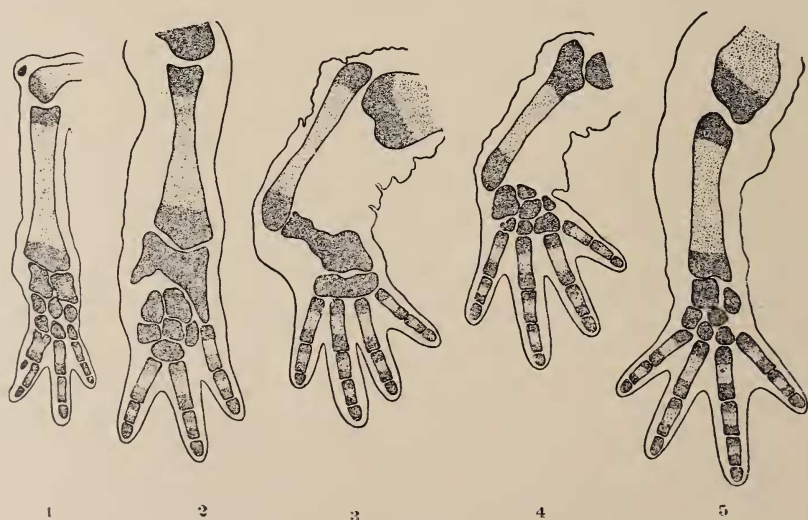


FIG. XVIII

Reconstruction, d'après les coupes, de 5 cas de régénération du squelette, après extraction du radius ou du cubitus et des os du carpe; amputation dans le carpe (série C III).

l'avant-bras. Dans un cas (fig. XVIII, 3), il y a eu régénération de deux gros os du carpe, dont le deuxième, étiré en travers, occupe l'axe de la main et sert de base aux quatre métacarpiens, alors que le premier, placé obliquement, effectue une liaison entre cet os et le cubitus.

Les deux autres ont reformé l'un, un carpe complet, l'autre, un carpe incomplet, occupant leur position normale (fig. XVIII, 4).

Chez le 4^{me} Triton, l'os conservé (radius) est situé dans l'axe de l'avant-bras. Il y a eu régénération d'un carpe presque complet et de 4 doigts (fig. XVIII, 5).

En résumé: Aucun des animaux n'a régénéré l'os de l'avant-bras extrait. Dans tous les cas, il y a eu régénération d'un carpe plus ou moins complet et plus ou moins régulier.

SÉRIE C IV. EXTRACTION DES OS FÉMUR, TIBIA, PÉRONÉ, ET DU TARSE, AVEC AMPUTATION DANS LE PIED.

Cette série comprend 6 animaux, dont 4 ont été examinés au point de vue de la régénération du squelette.

Un animal, opéré le 18 janvier 1924, amputé le 10 février, a été radiographié le 15 octobre (régénérat de 8 mois). Il y a eu une très forte rétraction du moignon qui est très plissé. Une partie de l'autopode a été reformée (Pl. 5, fig. 26). Il n'y a pas d'os régénérés sur la radiographie. L'examen histologique montre un tarse régénéré, très irrégulier, et un petit osselet supplémentaire, représentant un reliquat proximal du blastème (fig. XIX, 1).

Deux Tritons, opérés l'un le 28 janvier, l'autre le 14 janvier, amputés le 15 février et le 1^{er} mars, ont été radiographiés le 15 octobre 1924 (environ 7 mois après l'amputation). Ils ont régénéré tout l'autopode. Sur la radiographie, on voit que le moignon contient deux os (Pl. 5, fig. 27). L'examen histologique (fig. XIX, 2) montre que l'un d'eux est un péroné assez réduit, tandis que l'autre est en réalité l'os intermédiaire du tarse, qui s'allonge vers l'arrière, parallèlement au péroné. Le tarse est complet.

Le 4^{me} Triton a été opéré le 6 février, amputé le 15 avril et radiographié le 15 octobre (régénérat de 6 mois). Le moignon est très plissé et il y a eu régénération de 4 doigts. L'examen histologique apprend qu'il n'y a eu régénération que d'un tarse réduit et irrégulier.

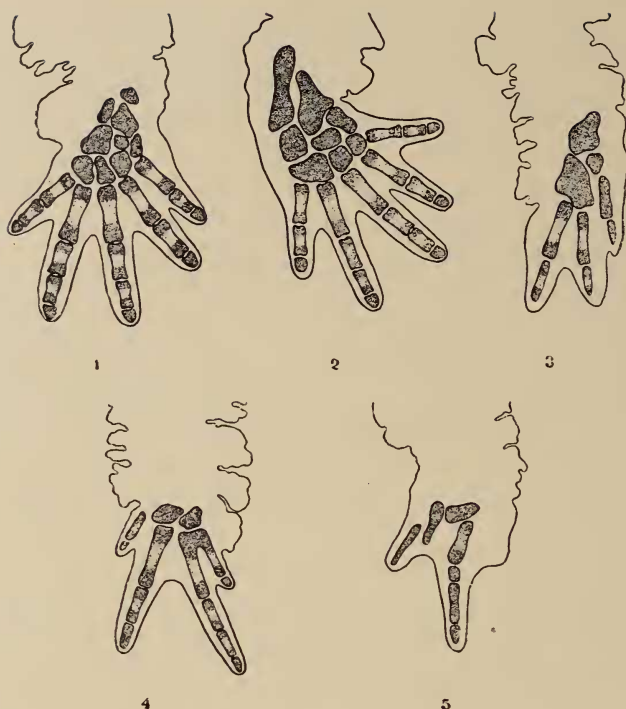


FIG. XIX.

Reconstruction, d'après les coupes, de 5 cas de régénération du squelette après extraction des os fémur, tibia, péroné et du tarse et amputation dans le tarse (série C IV) pour les nos 1 et 2; après extraction des os humérus, radius, cubitus et du carpe et amputation dans le carpe (série C V) pour les nos 3 à 5.

SÉRIE C V. EXTRACTION DES OS HUMÉRUS, RADIUS, CUBITUS ET DU CARPE, ET AMPUTATION DANS LA MAIN.

6 animaux de cette série ont été examinés au point de vue de la régénération osseuse.

1^o 2 Tritons, opérés le 18 mars, amputés le 26 mars, ont été radiographiés le 15 octobre 1924 (7 mois après). Ils ont reformé l'avant-bras et la main. Par suite d'une amputation effectuée trop haut, le moignon s'est trouvé réduit au segment stylopodique. Il y a eu régénération d'un nodule huméral, situé dans le moignon, ainsi que du radius et du cubitus. La main a un carpe irrégulier.

Par suite du niveau d'amputation, ces cas seraient à rattacher à la série A II.

2^o 4 Tritons n'ont extérieurement régénéré que les doigts. Le moignon est long et plissé. Il n'y a pas d'os visibles sur la radiographie, sauf les métacarpiens (Pl. 5, fig. 28). L'examen histologique montre que deux de ces animaux, opérés le 9 février 1924, amputés le 15 mai et radiographiés 5 mois plus tard, ont reformé un carpe incomplet; chez l'un d'eux (fig. XIX, 3) en particulier, qui avait régénéré trois doigts, ce carpe est formé de trois os irréguliers dont deux sont très volumineux. Un Triton, opéré le 31 avril et amputé le 5 juin (radiographié 4 mois plus tard), a régénéré deux os carpiens (fig. XIX, 4). Le 4^{me} Triton, opéré le 9 février, amputé le 2 mars et radiographié 7 mois après, n'a reformé qu'un seul os carpien (fig. XIX, 5); cet animal n'a régénéré qu'un seul doigt. Il n'y a eu aucune régénération des os du zeugopode.

Résumé des séries C IV et C V (Extraction des os du stylopode, du zeugopode et de l'autopode, avec amputation dans l'autopode).

10 animaux ayant subi cette opération ont été examinés au point de vue des os régénérés.

2 Tritons ont été amputés dans le zeugopode, et la régénération a eu comme point de départ le segment stylopodique (nodule huméral, radius, cubitus).

2 animaux, amputés au haut de l'autopode, ont régénéré un petit péroné, et l'os intermédiaire se prolonge en arrière dans le moignon. Tous les autres Tritons (6) ont régénéré un nombre plus ou moins grand d'os carpiens (ou tarsiens), de forme irrégulière, 2 à 4 os en général, mais n'ont pas reformé les os du zeugopode. Il n'y a donc eu, dans la majorité des cas, régénération que de la main ou du pied, à l'exclusion des autres pièces osseuses.

SÉRIE C VI. EXTRACTION DU SCAPULUM, DES OS HUMÉRUS, RADIUS, CUBITUS, ET DU CARPE, AVEC AMPUTATION DANS LA MAIN DÉSOSSÉE.

Cette série comprend 9 animaux qui ont tous été examinés au point de vue de la régénération des os.

1^o 3 Tritons ont été opérés le 21 janvier 1924, amputés le 15 mai

et radiographiés le 15 octobre (5 mois après l'amputation). Dans les trois cas, le moignon est très long, plissé, et l'animal a régénéré trois doigts. Il n'y a ni ceinture scapulaire, ni humérus, ni radius, ni cubitus visibles sur la radiographie (Pl. 5, fig. 29). Quant aux os carpiens, ils ne sont pas encore suffisamment ossifiés. A l'examen histologique (fig. XX, 1), on voit qu'il y a eu néoformation d'un carpe irrégulier contenu en partie dans le moignon.

2° Un animal, opéré le 2 février, amputé le 20 février 1924, a été radiographié 8 mois après (15 octobre). Cet animal a régénéré un demi-autopode. Le moignon est long. Il n'y a pas d'os visibles sur la radiographie. Les coupes nous font voir qu'il y a eu régénération d'un carpe entier, situé en partie dans le moignon (fig. XX, 2).

3° Un Triton, opéré le 22 janvier, amputé le 2 mai, a été radio-

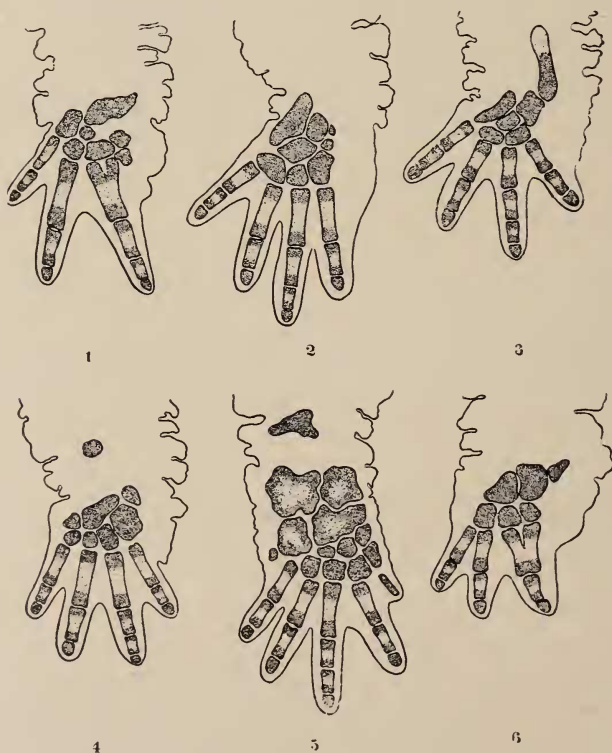


FIG. XX.

Reconstruction, d'après les coupes, du squelette régénéré, dans 6 cas, après extraction de tous les os de la patte antérieure, y compris le scapulum et amputation dans le carpe (série C VI).

graphié le 15 octobre. La radiographie montre la présence d'un petit os, paraissant représenter un cubitus, dans le moignon. Sur les coupes, on constate que ce cubitus est incomplet et qu'il n'y a pas de radius (fig. XX, 3). Le carpe est régulier, composé de 5 os. Le cubitus, ainsi qu'une partie du carpe, sont contenus dans le moignon.

4° 2 animaux, opérés le 9 février, amputés le 15 mai et radiographiés le 15 octobre, n'ont extérieurement régénéré que des doigts. Le moignon est très long. L'un d'eux montre à la radiographie un petit nodule osseux, contenu dans le moignon, qui paraît être une esquille laissée en place au moment de l'opération. Il y a eu régénération d'un carpe incomplet, mais volumineux (fig. XX, 4).

En ce qui concerne l'autre animal, la radiographie (Pl. 5, fig. 30) montre que le moignon contient quelques os carpiens, dont l'état d'ossification avancé permet de présumer qu'il s'agit en réalité d'os du carpe primitif, qui n'aurait pas été bien extrait. L'examen histologique (fig. XX, 5) révèle la présence de 4 os carpiens ossifiés et de 7 autres os du carpe beaucoup plus petits et cartilagineux qui semblent régénérés, alors que les autres auraient été conservés à la suite d'une extraction incomplète. Il existe, en outre, au milieu du moignon, un nodule cartilagineux irrégulier, assez éloigné du carpe.

5° Un Triton a été opéré le 23 avril, amputé le 17 mai et radiographié le 15 octobre. Il n'a régénéré extérieurement que des doigts; le moignon est très long. On ne voit pas d'os sur la radiographie. L'examen histologique (fig. XX, 6) montre un carpe déformé et incomplet. Il y a, en outre, un petit os cartilagineux ne faisant pas partie de ce carpe et situé sur le côté et non en arrière de celui-ci. Il s'agit évidemment d'un reliquat du blastème squelettogène.

En résumé: En ne tenant pas compte du cas douteux dans lequel une partie de l'ancien carpe semble avoir été conservée, sur 7 animaux, un seul a régénéré un carpe complet d'aspect normal. 3 autres ont régénéré un carpe irrégulier, plus ou moins incomplet, et deux de ceux-ci présentent un petit os cartilagineux qui n'est pas un os carpien, mais un reliquat du matériel osseux. Les 3 autres Tritons n'ont régénéré qu'un ou deux os du carpe.

En outre, trois animaux présentent un nodule cartilagineux à l'intérieur du moignon, assez éloigné des os régénérés pour qu'il semble possible d'affirmer que ces nodules sont situés en arrière

du point de départ du bourgeon régénératif, qu'ils n'en ont donc point fait partie, et qu'ils sont probablement dus à un remaniement, accompagné de prolifération, de quelque esquille détachée au cours de l'opération. Il est à noter que ces nodules n'ont à aucun moment contracté de relations avec la partie squelettique régénérée.

Dans aucun cas, sauf chez un animal où il y a un osselet analogue au cubitus, les os du zeugopode n'ont été régénérés, même à l'état rudimentaire.

RÉSUMÉ DES SÉRIES C (AMPUTATIONS DANS L'AUTOPODE).

Il convient de mettre à part la série C III (extraction d'un seul os du zeugopode et du carpe entier), dans laquelle le moignon désossé ne comprenait au fond que le segment autopodique excessivement court, raccourci encore par la rétraction; le cône de régénération, qui débute toujours à une certaine distance en arrière du niveau de section, a eu comme point de départ la partie tout à fait proximale du segment autopodique. Il n'est donc pas étonnant qu'il y ait eu, dans tous les cas, formation d'un carpe complet (comparer avec les séries B I et B II).

Dans les séries C IV, V et VI, portant sur 18 animaux qui ont été amputés à travers l'autopode désossé, et dont le zeugopode, le stylopode et, dans la dernière série, le segment basilaire étaient eux-mêmes privés de squelette, on peut dire que, dans presque tous les cas, la régénération s'est faite à partir de l'extrémité distale du zeugopode ou à partir de l'autopode, et a abouti à la reconstitution des pièces squelettiques de la main ou du pied (12 sur 18). Il n'y a eu formation d'une partie du squelette zeugopodique que dans trois cas (un seul os). Dans un cas, ce squelette n'était représenté que par un simple nodule. Il faut mettre à part deux autres cas où les os du zeugopode avaient été entièrement régénérés, mais dans lesquels l'amputation avait été faite beaucoup trop haut, dans le stylopode.

Dans les séries C I et C II, où l'extraction des os avait porté sur le zeugopode et l'autopode, il y a eu 8 cas de régénération de l'autopode seul (3 avec nodule résiduel en arrière), 3 cas où le zeugopode a été partiellement reconstitué et 1 cas où les 2 os zeugopodiques ont été tous deux régénérés.

En tout, sur 31 animaux, les potentialités propres au zeugopode

(régénération du squelette de l'autopode) ont été seules manifestées dans 21 cas (dans 4 d'entre eux, il y a eu un petit reliquat du massif squelettogène, qui a formé en arrière un petit nodule cartilagineux). Dans 7 cas, la régénération, partie d'un point plus proximal, a abouti à la reconstitution d'un seul os, plus ou moins complet, du zeugopode. Enfin, parmi les 3 cas où la régénération est partie du stylopode et a abouti à la reconstitution des deux os zeugopodiques, deux sont certainement dus à une amputation faite directement dans le stylopode.

La fréquence des cas où l'autopode régénéré est incomplet, en ce qui concerne les os du carpe ou du tarse et parfois le nombre des doigts, tend à montrer que souvent la régénération est, en fait, partie de la limite entre le zeugopode et l'autopode, ou de la base de l'autopode lui-même. Cette série montre donc bien, en ce qui concerne la partie distale du membre, la diminution progressive des potentialités régénératives le long de l'axe du membre.

CHAPITRE VI.

DISCUSSION DES RÉSULTATS: LES POTENTIALITÉS RÉGÉNÉRATIVES DES SEGMENTS DU MEMBRE

Les faits rapportés dans la première partie de ce travail ont établi, d'une façon indiscutable, que la régénération se fait très régulièrement à partir d'un segment de membre privé de son squelette. Déjà FRITSCH (1911) avait montré que, chez les larves de Salamandres et de Tritons, la patte peut être régénérée à partir de l'épaule dont on a extrait le scapulum. Travaillant sur le Triton, WEISS (1922) avait constaté des faits analogues après extraction de l'humérus, ou de l'humérus et du scapulum. Mes recherches, qui ont porté sur un nombreux matériel, m'ont permis de montrer que ce qui est vrai de la patte antérieure s'applique également au cas du membre postérieur, que, de plus, la capacité de régénération, en l'absence de squelette, s'observe non seulement dans le cas de l'épaule ou du segment stylopodique du membre, mais aussi, dans le cas où la régénération se fait à partir de segments plus distaux, de l'avant-bras ou de la jambe (zeugopode), de la main ou du

pied (autopode). Même lorsqu'on a complètement enlevé le squelette d'une patte antérieure (scapulum, humérus, radius et cubitus, carpe), une amputation, faite à travers la partie basilaire de la main est encore suivie de régénération.

L'ensemble des faits montre indiscutablement que le squelette qui se forme dans la partie régénérée est un squelette de nouvelle formation se différenciant sur place, aux dépens d'un blastème squelettogène qui n'a aucun lien génétique avec le squelette ancien. La différenciation de ce squelette donne ainsi directement la mesure des capacités de régénération propres à chaque segment du membre. La méthode de l'extraction préalable du squelette ancien se présente ainsi comme un procédé particulièrement fécond pour l'analyse de ces potentialités.

Il est, en effet, un fait très général qui se dégage de l'ensemble de mes recherches, c'est qu'il existe une différence certaine, pour un même niveau d'amputation, entre le squelette régénéré en présence de l'os du segment et le squelette néoformé en l'absence de cet os. Dans le premier cas, la régénération est, dans l'ensemble, plus totale, en ce sens que le segment amputé est toujours complété avec régénération de sa propre pièce squelettique. Si, par exemple, on a amputé à travers le bras, renfermant l'humérus, il y a non seulement régénération de l'avant-bras et de la main, avec leur squelette caractéristique, mais le bras est lui-même reconstitué, ainsi que la portion d'humérus emportée par la section. Dans la majorité des cas, la même opération, effectuée sur un bras privé d'humérus, entraîne la régénération de l'avant-bras et de la main avec leurs pièces squelettiques, mais l'humérus n'est pas reformé, la partie manquante du bras n'est pas régénérée et la patte reste ainsi toujours plus courte que dans le cas précédent.

Cela revient à dire qu'en l'absence de son squelette, le bras manifeste ses potentialités régénératives propres; lorsqu'au contraire l'humérus est conservé, la présence de sa surface de section, en avant de laquelle se différencie le blastème squelettogène, entraîne, par une action mécanique que je chercherai plus loin à préciser, en tenant compte des résultats fournis par les greffes d'os, une modification de la différenciation du blastème de régénération. Tout se passe, en effet, comme s'il se faisait alors un partage entre la tendance du blastème à former uniquement le squelette des segments plus distaux, et une attraction des éléments de ce blastème

par la surface osseuse située plus en arrière et qui accapare une certaine partie de la masse en évolution.

Cette différence, que je préciserai plus loin dans une discussion analytique des résultats fournis par chaque segment du membre, n'a pas été observée par P. WEISS (1925), le seul auteur qui se soit occupé de cette question. D'après lui, si l'on ampute les deux pattes au même niveau, l'une sans os, l'autre avec os, il y aurait, des deux côtés, régénération exactement des mêmes parties squelettiques. Si l'humérus, du côté ayant conservé son squelette, a été amputé dans sa partie moyenne, il y a régénération non seulement de l'avant-bras et de la main, mais de la moitié distale de l'humérus. Parallèlement, du côté privé de squelette, il y a régénération en arrière de l'avant-bras, d'une moitié distale d'humérus. Cela revient à dire qu'en l'absence comme en la présence du squelette, chaque niveau d'amputation régénérerait exactement les parties manquantes. A vrai dire, le cas observé par P. WEISS se rencontre parfois, mais je ne puis le considérer comme général.

De mon côté, l'étude du squelette régénéré, faite d'abord uniquement sur des radiographies, m'avait conduite (V. BISCHLER et E. GUYÉNOT, 1925) à des conclusions qui me paraissent aujourd'hui trop absolues. Cela tient à ce que la radiographie ne permet d'observer que les parties déjà ossifiées du squelette régénéré. L'étude, faite par la méthode histologique, des mêmes pièces, m'a montré que souvent, en arrière, par exemple, d'un radius et d'un cubitus seuls visibles sur la radiographie, se trouve une petite pièce cartilagineuse représentant, par sa situation topographique, sinon par sa forme, une portion d'humérus. Ces constatations nouvelles, exposées en détail dans les chapitres qui précèdent, m'amènent à introduire une légère modification dans mes conclusions premières trop absolues. Ces faits nouveaux paraissent d'ailleurs de nature à fournir une base précieuse pour l'interprétation du mécanisme de différenciation du blastème squelettogène.

L'intérêt principal des résultats fournis par l'examen histologique est d'enlever aux segments de membre, considérés en tant que territoires de régénération, la valeur de parties présentant une différence d'essence, ayant une constitution spécifique et des limites strictement définies. Il ne semble pas que l'on puisse considérer le territoire bras comme manifestant toujours, où qu'on le coupe, les

mêmes potentialités régénératives définies. Tantôt il ne produit que le squelette de l'avant-bras et de la main, tantôt on observe un reliquat squelettique représentant une portion plus ou moins étendue d'humérus. Il existe, par rapport à ces potentialités de régénération, une certaine possibilité de régulation dont nous chercherons à comprendre le mécanisme.

Si, en introduisant la notion de potentialité de régénération des divers segments des membres, je ne faisais allusion qu'au fait qu'après amputation chaque segment régénère seulement les parties enlevées par l'amputation, cela ne nous apprendrait rien de plus que la simple et banale observation de ce qui se passe lorsqu'on ampute une patte renfermant son squelette normal. Personne ne peut s'attendre à ce qu'après amputation dans la base de la main, désossée ou non, le régénérat donne naissance, à ce niveau, à une patte complète avec son humérus, son radius, son cubitus et le squelette de la main. Sans doute, cette limitation de la régénération est une première expression des potentialités des segments, mais qui est depuis longtemps familière à tous les biologistes. Le fait précis qui m'a frappée est que — dans les conditions typiques — l'amputation pratiquée à travers un segment désossé entraîne la régénération du squelette des segments suivants, mais non celle du squelette du segment opéré lui-même. Toutefois, cette relation n'apparaît que si le niveau réel de régénération coïncide, ou à peu près, avec le niveau d'amputation. Il ne faut pas, en effet, perdre de vue que, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer à plusieurs reprises, le segment de membre privé de squelette subit, non seulement un raccourcissement considérable par suite de la rétraction de ses muscles désinsérés, mais aussi souvent des remaniements étendus. Nombre de fibres musculaires sectionnées peuvent dégénérer, ce qui entraîne une désorganisation partielle de la musculature; des nerfs peuvent être blessés au cours de l'opération ou subir une forte rétraction après l'amputation. Par suite du raccourcissement général, des étages successifs du segment peuvent se trouver pratiquement ramenés, et d'une façon inégale pour chacun, sur un même plan. Il faut en outre songer qu'après amputation dans ce membre en partie désorganisé, il se fait une nouvelle dégénérescence d'éléments intéressés par la section. Toutes ces conditions font que souvent le point de départ de la régénération, c'est-à-dire le lieu où se forme le blastème squelettogène, peut se trouver

reporté très en arrière de la surface d'amputation, au point d'appartenir au segment situé plus proximale-ment.

Ces considérations ne sont pas une simple vue de l'esprit; elles résultent notamment de deux sortes d'observations. C'est, d'une part, un fait très général que les pièces squelettiques régénérées se trouvent en grande partie, sinon totalement, à l'intérieur du moignon, c'est-à-dire à l'intérieur du segment amputé. Sans doute, on peut penser que dès que des muscles s'insèrent sur les nouvelles ébauches squelettiques, leur contraction peut en amener le déplacement dans le sens proximal, mais cette explication est certainement insuffisante. Une semblable action, qui doit se rencontrer dans certains cas, ne peut entrer en jeu que très tardivement, lorsque les pièces squelettiques sont déjà complètement différenciées et qu'un début d'état fonctionnel a fait son apparition. D'ailleurs, les examens pratiqués sur nombre de régénérats très jeunes, alors qu'il ne peut être question d'insertion des anciens muscles sur des ébauches encore en pleine voie de différenciation, montrent nettement que c'est bien à l'intérieur du moignon, *et souvent très*



FIG. XXI.

Dessin demi-schématique d'une coupe montrant l'inclusion des parties régénérées à l'intérieur du moignon stylopodique : M a, muscles anciens; M r, muscles régénérés; S, squelette néoformé.

en arrière de la surface d'amputation, que s'est trouvé constitué le blastème squelettogène. Certains cas sont, à ce point de vue, particulièrement démonstratifs (fig. XXI). A l'intérieur du moignon, on aperçoit les anciens muscles désinsérés et rétractés, tandis que toute la zone de nouvelle formation, comprenant l'ébauche du squelette et des muscles nouveaux, dessine, par son ensemble, une sorte de cône, à sommet proximal, occupant l'axe du moignon, dont les parties périphériques sont seules conservées.

C'est une règle pratiquement absolue qu'après extraction du squelette, le point de départ effectif de la régénération se fait toujours plus ou moins en arrière de la surface d'amputation.

On comprend alors que si le segment siège de l'amputation est très court, c'est pratiquement le segment antécédent qui sera le siège effectif de la régénération. Aussi, après amputation dans la main, c'est l'avant-bras, surtout dans les cas où il a conservé son squelette et par suite ses dimensions, qui fournira le matériel de régénération. Si, au contraire, l'avant-bras a été lui-même désossé, il subit un raccourcissement parallèle à celui de l'autopode et, dans certains cas favorables, c'est ce segment autopodique lui-même qui servira de point de départ à la régénération.

Ces remarques indispensables pour la compréhension de ce qui suivra étant faites, je passerai à l'examen des résultats observés dans les différentes séries.

A. Régénération après amputation dans le stylopode (bras ou cuisse).

Nous devons envisager que la régénération partira, suivant les cas, soit du stylopode, soit du segment plus proximal (épaule ou bassin). Etant donnée la longueur du segment, nous devons nous attendre à une forte proportion de régénérations à point de départ stylopodique. Les faits sont les suivants:

1° Sur 152 expériences, dans 47 cas il n'y a eu régénération que des os du zeugopode et de l'autopode. Il n'y a pas trace de régénération du fémur ou de l'humérus. Ce résultat négatif, bien que n'ayant été observé que dans 30 % des cas, n'en est pas moins très suggestif. Il montre que le stylopode, point de départ de la régénération, a régénéré le squelette des segments plus distaux, mais non son propre squelette. On pourrait objecter que cela est

dû à ce que l'amputation aurait été pratiquée à l'extrémité tout à fait distale du bras; mais cette interprétation est contredite par les registres d'expériences et aussi par le fait que le radius et le cubitus, ou le tibia et le péroné néoformés se trouvent toujours, en partie au moins, dans le moignon, c'est-à-dire ont été formés à partir d'un blastème localisé dans la portion moyenne du stylopode.

2^o Dans 71 cas, il n'y a eu également régénération que des os du zeugopode et de l'autopode, mais en arrière du tibia et du péroné, ou du radius et du cubitus, se trouve un petit nodule cartilagineux, invisible sur la radiographie, dont la forme, les dimensions, les rapports sont très variables. Par sa situation topographique, ce nodule mériterait le nom de nodule huméral ou fémoral, bien qu'il n'ait pour ainsi dire jamais une forme rappelant celle de l'épiphyse distale de l'os stylopodique. Comment l'interpréter? On pourrait penser que sa présence est due à ce que l'amputation a été faite un peu plus haut que dans le cas précédent, mais toujours dans la partie distale du stylopode, et que ce nodule représente juste la petite portion d'humérus ou de fémur qui aurait été enlevée par la même section sur un membre témoin. Cette interprétation est formellement contredite par le fait que ce nodule, ainsi d'ailleurs que la plus grande partie des os zeugopodiques, se trouve à l'intérieur du moignon, dans la zone moyenne et même proximale du stylopode.

L'interprétation la plus satisfaisante me paraît être la suivante: pour un niveau donné servant de point de départ à la régénération, le blastème squelettogène a, en moyenne, une certaine masse définie. Dans cette masse se différencient, en direction centrifuge, d'abord les os du zeugopode, puis ceux de la main et du pied; si la masse est juste suffisante pour la formation de ces parties, elles seront seules réalisées et le stylopode manifestera ainsi directement ses potentialités régénératives. Si la masse est un peu plus considérable, il restera, en arrière de la zone en différenciation, un reliquat de matériel formatif, dont l'évolution sera assez variable. Tantôt ce matériel reste soudé à l'un des os zeugopodiques (fig. VII, 1 et 5) qui aura ainsi une extrémité proximale anormalement grosse, renflée ou recourbée; tantôt il reste uni aux deux os zeugopodiques qui sont ainsi soudés à la masse résiduelle (fig. VI, 1 et VIII, 5); tantôt, enfin, il se sépare des os du zeugopode sous la

forme d'un nodule indépendant, se mettant en relation avec l'un des os du zeugopode ou avec les deux; parfois ce reliquat, de volume variable, peut même former deux petites masses cartilagineuses indépendantes (fig. VI, 7).

On voit comment, de l'analyse de ces cas, il semble se dégager cette notion que les potentialités régénératives d'un segment sont fonction de la masse du blastème squelettogène qui se forme sur place. Le résultat ne sera pas toujours un tout ou rien, comme ce serait le cas si les segments avaient chacun une constitution spécifique propre, mais présentera une certaine échelle de variabilité, comme la masse du blastème lui-même.

Me basant sur ces données, je considère que les deux premières catégories de faits que je viens d'examiner correspondent également à une régénération à point de départ stylopodique, sans reconstitution de l'os de ce segment. Ce résultat a été obtenu dans 118 (47 + 71) cas sur 152, c'est-à-dire dans 77 % des essais.

3° Dans 14 animaux, l'os stylopodique a été entièrement reconstitué; c'est un os normal, s'articulant avec le bassin, c'est-à-dire appartenant non seulement au stylopode, mais à la partie basilaire du membre. Sa localisation indique que sa régénération, qui se fait par différenciation centrifuge, a eu son point de départ dans un blastème élaboré par le territoire de la ceinture. Ces cas s'observent lorsque le stylopode a été amputé très haut, près du bassin ou de l'épaule, soit primitivement, soit à la suite d'une deuxième amputation, nécessitée par une infection de la première surface de section. Le membre est entièrement régénéré, exprimant ainsi les potentialités régénératives des territoires pelvien ou scapulaire.

4° Enfin, dans 20 cas, il y a eu une régénération partielle de l'os stylopodique, portant sur la partie distale de cet os. La signification de cette régénération est plus incertaine. On peut cependant indiquer que la quantité d'os régénéré (le tiers, le quart, la moitié) n'est nécessairement fonction ni du niveau d'amputation, ni de la situation de l'os dans le moignon; ce dernier occupe, en effet, toujours dans le stylopode une situation plus proximale que celle qu'il devrait présenter, cette partie distale se trouvant dans la portion moyenne ou proximale du segment. La morphologie de cet os donne quelques indications; dans la plupart des cas, sa portion épiphysaire est bien développée, de forme normale, mais sa partie diaphysaire se termine en pointe plus ou moins effilée; ce n'est

que dans des cas exceptionnels que la diaphyse est limitée, en arrière, par une surface nette, comme si l'os avait été sectionné.

L'interprétation qui me paraît la plus convenable est de considérer la formation de cet os partiel comme représentant le développement limite des nodules stylopodiques observés dans la deuxième catégorie de résultats. On conçoit, en effet, que, si la masse du blastème formateur a été plus grande que normalement, il reste en arrière des ébauches des os zeugopodiques une masse assez considérable qui se différencie secondairement, vraisemblablement en direction centripète, formant d'un humérus ou d'un fémur tout ce qui peut en être constitué, et se terminant, par épuisement du matériel formateur, par une extrémité proximale effilée. Cette interprétation est encore confirmée par cette remarque importante que les nodules résiduels des os stylopodiques partiels subissent une différenciation et notamment une ossification plus tardives que celles des os zeugopodiques, régénérés en direction centrifuge.

Ainsi envisagés, ces cas où le reliquat a incontestablement pris les caractères d'un os stylopodique, apparaissent comme une nouvelle preuve de ce fait que les potentialités différentielles des segments ne doivent pas être considérées comme résultant de différences spécifiques absolues, mais s'expriment par la formation d'une certaine masse moyenne de blastème squelettogène, donnant un nombre limité et approximativement défini de pièces squelettiques.

B. Régénération après amputations au ras de la ceinture scapulaire.

Je n'ai effectué l'extirpation de l'os de la ceinture que sur l'épaule. Ici le point de départ de la régénération est toujours nécessairement le territoire scapulaire. Dans tous les cas, la patte est entièrement régénérée; il y a formation d'un humérus complet, du radius, du cubitus et des os de la main.

Je dois ici distinguer deux cas. Dans le premier (série A III, 23 Tritons), l'amputation ayant été faite dans le milieu du bras, la régénération a son point de départ habituel dans le stylopode et aboutit soit à une régénération du zeugopode sans trace d'os stylopodique (6 cas), soit à la formation d'un petit nodule huméral cartilagineux (6 cas), soit à la formation d'un humérus partiel (9 cas). Parfois, cependant, l'amputation ayant été faite très haut,

la régénération est partie de l'épaule et a reproduit entièrement l'humérus (2 cas). Dans toute cette série, l'os de la ceinture n'a naturellement pas été régénéré.

Dans une deuxième série, dont je n'ai encore parlé que dans la première partie (série D), j'ai fait l'extraction du scapulum et de l'humérus et amputé, non plus dans le bras, mais au ras de l'épaule. Ici la régénération est toujours à point de départ scapulaire. Le squelette de la patte est entièrement reconstitué, à l'exclusion de l'os du segment régénérateur, c'est-à-dire du scapulum (fig. XXII, 3). Cependant, ici encore, on doit s'attendre, si l'interprétation présentée de la relation entre le niveau de régénération et la masse du blastème formateur est exacte, à ce que, dans certains cas, une partie de la masse inutilisée pour la différenciation centrifuge des os de la patte constitue un reliquat, pouvant évoluer en un scapulum partiel. C'est, en effet, ce qui s'est produit dans 10 cas sur 20 (fig. XXII, 1 et 2) où, en arrière de l'humérus, se trouve une petite portion de scapulum. Le contraste entre le résultat de cette série et celui de la série A III met bien en valeur les potentialités différentielles du stylopode et du territoire scapulaire.



FIG. XXII.

Radiographies de 3 Tritons ayant subi l'extraction du scapulum et de l'humérus et amputés au ras de l'épaule : 1, régénération d'un morceau d'omoplate ; 2, régénération d'un nodule scapulaire ; 3, absence de régénération de l'omoplate.

C. *Régénération après amputation dans le zeugopode
(avant-bras ou jambe).*

Le segment zeugopodique est naturellement court; après extraction des os, il subit une rétraction considérable qui le réduit au point de le rendre absolument indistinct. On doit s'attendre à ce que, dans la majorité des cas, l'amputation faite dans ce segment rétracté ne laisse en arrière d'elle qu'une très mince zone zeugopodique, de telle manière que le point de départ de la régénération sera, en réalité, dans le stylopode. Ceci sera d'autant plus vrai que le stylopode aura, par rapport au zeugopode ratatiné, conservé son squelette et par suite sa rigidité et tous ses rapports.

Si, en effet, on envisage les séries (B I, B II) rentrant dans cette dernière catégorie, où seuls les os zeugopodiques ont été extraits, tandis que le stylopode est resté intact, on constate que la régénération a, dans 24 cas sur 31, un point de départ stylopodique; il y a alors régénération, non seulement du squelette de la main ou du pied, mais encore des deux os radius et cubitus ou tibia et péroné. Toutefois, dans 7 cas, la régénération a un point de départ plus distal; elle aboutit à la formation du squelette de la main, tandis que la partie résiduelle du blastème forme soit un simple nodule cartilagineux (avec un grand espace entre la main et l'humérus, correspondant au reste du segment zeugopodique), soit un os unique ressemblant à l'un des os du zeugopode, parfois fragmenté en deux pièces situées bout à bout et pouvant être accompagné d'un petit nodule latéral. Il est très remarquable que, dans ces derniers cas, la masse résiduelle a été utilisée pour la formation d'une seule pièce osseuse. Si, au contraire, cette régénération partielle des os zeugopodiques était fonction du niveau d'amputation dans le segment désossé, on devrait avoir toujours côte à côte les deux extrémités distales du tibia et du péroné, ou du radius et du cubitus. Il est également remarquable que, dans un cas, la masse résiduelle est restée soudée à l'un des os carpiens, qui se prolonge en arrière sur une certaine longueur, parallèlement au cubitus régénéré.

Dans les autres séries (B III, IV et V), l'os stylopodique ayant été extirpé en même temps, le segment du bras ou de la cuisse a subi une rétraction qui a, en quelque sorte, contribué au maintien du volume relatif du zeugopode désossé. Dans ces conditions, sur

30 cas, il y a 22 régénérations ayant leur point de départ dans le zeugopode. Ici encore, il y a une certaine variabilité dans l'étendue des pièces osseuses régénérées. Dans 8 cas, seuls les os de l'autopode ont été reformés, à l'exclusion absolue de ceux du zeugopode. Ces résultats traduisent directement les potentialités régénératives du segment zeugopodique: régénération des os de la main ou du pied seulement. Dans 14 cas, la masse du blastème étant plus grande que ce qui était strictement nécessaire, il reste, en arrière, une certaine quantité de tissu formateur qui est utilisée de façons variables: dans deux cas, il ne s'agit que d'un petit nodule situé en arrière de l'autopode; dans 12 cas la quantité de blastème résiduel a été suffisante pour former l'un des os du zeugopode, en partie ou en totalité, avec parfois l'indication de l'autre os sous l'aspect d'un petit nodule latéral. Dans aucun cas, on ne constate une restauration symétrique des extrémités distales des deux os, comme cela aurait lieu si la conception de P. WEISS était exacte.

Enfin, dans 8 animaux, la régénération a débuté dans le stylopode même, et a abouti à la régénération complète des deux os de la jambe ou de l'avant-bras.

*D. Régénération après amputation dans la base de l'autopode
(main ou pied).*

Il faut distinguer deux catégories d'expériences, selon qu'au cours de l'extirpation du carpe ou du tarse on a enlevé ou non les os du zeugopode.

Dans le cas (série C III) où l'avant-bras a conservé un de ses os, ce qui est suffisant pour maintenir les rapports de ses parties molles et lui assurer sa rigidité normale, le segment autopodique extrêmement court est virtuellement réduit à rien et la régénération se fait à partir de la portion distale du zeugopode. Il y a alors, dans tous les cas, reconstitution du squelette complet du carpe, mais il est très intéressant de noter que l'os zeugopodique absent n'est en aucune manière régénéré. C'est une nouvelle preuve que le zeugopode ne régénère pas son propre squelette.

Dans les autres séries (C. I, II, IV, V et VI), en même temps que le squelette du carpe et du tarse, celui du zeugopode et parfois des segments situés plus en arrière, a été extrait. Ici encore, dans la plupart des cas, eu égard à l'extrême brièveté de la portion auto-

podique conservée, la régénération se fait à partir du zeugopode. Celui-ci manifeste ses potentialités propres en ne régénérant que l'autopode. Cependant, dans 11 cas, il y a un reliquat de tissu formateur, qui aboutit soit à la formation d'un os zeugopodique unique, plus ou moins complet (7 cas), soit à un simple nodule cartilagineux supplémentaire, situé en arrière du tarse ou du carpe (4 cas).

Parmi les 21 cas où la régénération n'a reconstitué que l'autopode, 19 ont leur point de départ réel dans l'autopode lui-même. On constate alors que le carpe ou le tarse régénérés sont incomplets, avec parfois, corrélativement, un nombre de doigts inférieur à la normale. Il est à remarquer que ces cas, où les os de la main ou du pied sont incomplets, ne s'observent que lorsqu'il n'y a eu aucun indice de régénération des os situés plus proximale. La régénération à point de départ autopodique s'est donc faite aux dépens d'un blastème de masse réduite, généralement insuffisante pour la reconstitution complète de l'extrémité terminale du membre.

De l'ensemble des faits que je viens d'analyser, il résulte qu'il est bien exact, en principe, que chaque segment du membre est capable de régénérer le squelette des parties plus distales, mais non son propre squelette. Cette relation s'observe avec une fréquence d'autant plus grande que le segment amputé est plus long ou a été mieux conservé, c'est-à-dire qu'il y a plus de chances que le niveau effectif de régénération se trouve dans le même segment que celui qui a été le siège de l'amputation.

Cette loi peut être masquée par deux sortes de phénomènes :

a) Dans une première série de cas, le niveau réel de régénération se trouve reporté dans le segment plus proximal et il y a alors régénération des os correspondant au segment amputé; mais ceci est dû à ce que la régénération vient du segment antécédent et nous avons là une confirmation indirecte de la loi précédente.

b) Dans une deuxième série de cas, la masse du blastème qui doit se différencier en donnant le squelette du ou des segments situés plus distalement se trouve plus considérable qu'il n'est nécessaire, et cela à des degrés très variables. Il reste alors, après utilisation du blastème par la régénération proprement dite, une certaine quantité de tissu formateur qui peut se souder aux os régénérés en leur donnant un aspect anormal, ou évoluer en formant un ou

plusieurs nodules cartilagineux ou osseux, ou enfin former une portion du squelette appartenant au segment siège de la régénération. Dans tous les cas, ces portions squelettiques résiduelles, dont la présence correspond à une sorte de régulation partielle, par rapport aux potentialités exprimées par les divers segments, se différencient en direction centripète, s'ossifient plus lentement et plus tardivement que les os qui ont été directement produits par l'évolution primitive et directe du blastème squelettogène. Cette régulation, qui fait très souvent défaut, n'est jamais que partielle et reste strictement limitée au segment qui est le siège de la régénération. Même si les autres segments plus distaux sont privés de squelette, celui-ci n'est jamais reconstitué. Après extraction des os de tout le membre antérieur, il peut y avoir, outre la formation du squelette de la main, reconstitution partielle, par régulation, du squelette de l'avant-bras, mais jamais l'humérus ni le scapulum ne sont régénérés. Ceci montre bien encore qu'il n'y a régénération que des segments enlevés par l'amputation et que la formation inconstante et partielle de parties osseuses dans le segment amputé n'est qu'un phénomène secondaire.

Il faut, d'ailleurs, noter que la masse du blastème régénérateur du squelette peut être, dans de rares cas, inférieure à la normale, si bien que la régénération non seulement ne porte que sur le segment distal, mais encore y est incomplète. C'est, par exemple, le cas d'un Triton dont l'humérus et le scapulum ont été extraits et qui a été amputé dans le bras (A III, série 3). La régénération du squelette n'a porté que sur le zeugopode, mais seul le radius est complet, le cubitus n'étant représenté que par une portion réduite (fig. XXIII). Voir aussi, à ce sujet, les cas rapportés dans les séries B IV (fig. XIII, 1 et 3) et C II (fig. XVII, 7).

Il résulte de l'analyse des faits mettant en évidence la relation entre la masse du blastème formateur et le nombre des pièces squelettiques régénérées que chaque segment forme typiquement une masse déterminée de tissu formateur, qui est pour l'épaule plus grande que pour le bras, pour le bras plus grande que pour l'avant-bras, pour ce dernier plus grande que pour la main. A la vérité, pour un même segment servant de point de départ à la régénération, cette masse n'est pas absolument constante. Il serait évidemment séduisant d'imaginer que, dans un même segment, cette masse va en décroissant de l'extrémité proximale du segment

à son extrémité distale, si bien que l'on pourrait admettre que les variations de masse observées dépendent des niveaux plus ou moins proximaux du segment qui constitue, dans chaque cas, le niveau effectif de régénération. Toutefois, cette relation ne paraît pas ressortir directement des faits; l'emplacement des os dans le moignon correspond souvent, pour une même morphologie, à des niveaux apparents très différents. Il est vrai que l'état de rétraction et de désorganisation des parties molles ne permet presque jamais

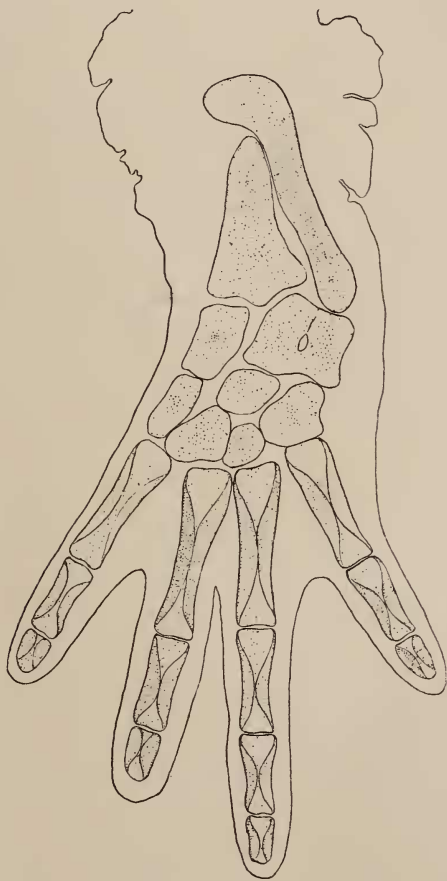


FIG. XXIII.

Reconstitution, d'après les coupes, du squelette régénéré après amputation dans le stylopode désossé, montrant une régénération déficitaire du radius.

de préciser exactement la situation relative de ces niveaux de régénération.

Quoi qu'il en soit, je ne pense pas que les faits soient de nature à établir l'existence, dans les divers segments morphologiques du membre, de localisations précises de potentialités très strictement définies. Les limites morphologiques ne seraient d'ailleurs pas nécessairement les mêmes que celles des territoires à potentialités régénératives différentes. Il paraît plus simple de se représenter qu'il existe, le long du membre, de sa portion basilaire à son extrémité distale, un gradient dans l'activité métabolique et dans l'intensité de la prolifération cellulaire aboutissant à la production du blastème squelettogène. Ces différences dans l'activité morphogénétique se traduisent par des variations dans la masse du blastème, qui s'expriment elles-mêmes par le nombre et l'étendue des parties squelettiques régénérées.

Cette dernière relation est un nouvel exemple de la loi (E. GUYÉNOT et O. SCHOTTÉ, 1924) du rapport entre la masse du régénérat et la morphologie de la partie régénérée. Il est, en effet, très curieux qu'un blastème plus gros ou plus petit que normalement n'aboutisse pas, par un système de compensation, lors de la différenciation, à la production des mêmes ébauches squelettiques, mais géantes, ou miniature. Il semble que chaque partie squelettique ne puisse se former qu'aux dépens d'une masse déterminée de tissu formateur. Si ce dernier est en excès, il persiste sous forme d'un reliquat, mais n'est pas assimilé par le système en formation; si le blastème est insuffisant, il se forme ce qui peut être réalisé des parties en formation, le reste manquant ou n'étant représenté que par une portion fragmentaire.

III^{me} PARTIE

Greffes d'os et greffes de territoires.

CHAPITRE VII.

GREFFES D'OS EN SITUATION HÉTÉROTOPIQUE

Cette série d'expériences compte parmi celles que j'ai entreprises dès le début de mes recherches, alors que je ne savais pas encore dans quelle mesure l'os intervenait dans l'établissement des potentialités régénératives du membre. Dans l'hypothèse, alors généralement admise, où le squelette nouveau dériverait de l'ancien, il était logique de penser que la nature de l'os présent dans la surface de section pourrait intervenir, non seulement en tant que producteur du nouveau matériel squelettogène, mais encore en lui imprimant une certaine direction au cours de sa différenciation. Les expériences de P. DE GIORGI et E. GUYÉNOT (1923) ont, en effet, montré que le régénérat ne possède pas de potentialités évolutives propres ou du moins ne les extériorise pas, tant qu'il est séparé de sa base constituée par les anciens tissus. Comme le blastème squelettogène apparaît et se différencie d'une façon très précoce, semblant conditionner, dans une large mesure, la différenciation des parties molles du régénérat, il était intéressant de préciser la nature de la relation existant entre l'ancien squelette de la base et le squelette nouveau régénéré.

Pour cette étude, la méthode des greffes croisées d'os paraissait tout indiquée. En greffant, par exemple, un fémur à la place d'un humérus et réciproquement, pourrait-on modifier l'évolution du régénérat, de telle manière qu'une patte antérieure produisît une patte postérieure et vice-versa ?

En réalité, les idées directrices qui m'avaient conduite à effectuer ces transplantations de pièces squelettiques, perdent aujourd'hui presque tout leur intérêt, puisque d'autres expériences, relatées dans les chapitres précédents, ont montré que le nouveau

squelette ne dérive pas de l'ancien et se différencie indépendamment de lui. Que le fémur soit remplacé par un humérus, ou par les os radius ou cubitus, ou par une côte, les potentialités régénératives propres à la cuisse ne sont nullement modifiées. Ces résultats sont conformes à ceux que P. WEISS (1922) avait d'ailleurs obtenus, de son côté, par la même méthode.

Ces expériences me paraissent cependant dignes d'être relatées, parce que leurs résultats se rattachent à une autre face du problème, celle de l'action mécanique exercée par un os, présent dans la surface d'amputation, sur la différenciation du blastème squelettogène. J'ai constaté, à ce point de vue, un certain nombre de faits qui ne reçoivent pas tous une explication satisfaisante, mais qui sont de nature à permettre de préciser ce qui se passe dans la régénération normale, en présence du squelette ancien.

Dans le cas des greffes d'os, comme d'ailleurs dans la régénération normale, il y aura, dans le complètement de l'os sectionné, à distinguer deux processus. D'une part, les phénomènes de prolifération et de cicatrisation de l'os lui-même, qui apparaîtront particulièrement nets dans les cas où seule l'extrémité proximale d'un os a été réséquée (série XII). D'autre part, le fait que, pour une bonne part, l'os est complété par assimilation d'une partie du blastème squelettogène, c'est-à-dire par une véritable régénération.

SÉRIE I. GREFFE DE FÉMUR A LA PLACE DE L'HUMÉRUS.

Cette série comprend 8 animaux ayant subi, en janvier 1923, la greffe d'un fémur dans le bras gauche désossé et amputés à travers la greffe, un mois après l'opération. Ils ont été radiographiés une première fois en décembre 1923 et une deuxième fois en juin 1924.

Dans tous les cas, la patte antérieure droite témoin, amputée dans le stylopode, a régénéré normalement.

Triton N° 1 (Pl. 6, fig. 31). — Le fémur greffé a été conservé presque totalement. Il a été greffé de profil et ne s'articule pas à l'omoplate. L'extrémité distale, amputée en biseau, est coiffée d'une calotte de tissu squelettique jeune, reconstituant un os entier qui est aussi long que l'humérus du côté témoin. Pour le reste, la régénération a donné un avant-bras à radius et cubitus normaux, et une main à quatre doigts dont les phalanges et les métacarpiens sont très

nets sur la deuxième radiographie, alors que le carpe n'est pas encore suffisamment ossifié pour être visible.

Triton N° 2 (Pl. 6, fig. 32). — Le fémur greffé, dont un tiers seulement a été conservé, a été amputé en biseau, de façon à constituer un triangle rectangle dont l'hypothénuse sert de base à la partie reconstituée de l'os. Il en résulte un os excessivement large, mais plus court que le témoin. L'animal a régénéré un avant-bras et une main qui présente 5 doigts; ceci s'expliquerait peut-être par le fait que tout le bras gauche est beaucoup plus épais que le bras droit témoin.

Tritons N°s 3 et 4. — La moitié conservée du fémur greffé est très distincte; il y a eu néoformation d'une partie distale, le tout donnant un os plus ou moins tordu, plus court que le témoin, équivalant à un humérus. L'avant-bras et la main régénérés sont normaux, le radius et le cubitus très nets.

Triton N° 5 (Pl. 6, fig. 33 et 34). — La régénération et le remaniement à partir de la greffe ont donné un os composite, tout à fait extraordinaire, à trois extrémités, dont la première, s'articulant à l'omoplate, est formée par la greffe elle-même (ceci est bien visible sur la fig. 33), dont la seconde correspond à l'articulation du coude, constituée par la partie proximale du squelette régénéré, alors que la troisième forme une apophyse transversale. L'avant-bras régénéré contient un radius et un cubitus, la main est normale et présente quatre doigts.

Triton N° 6 (Pl. 6, fig. 35). — Toute la partie médiane de la greffe a été conservée. La comparaison des deux radiographies, faites à six mois d'intervalle, montre qu'il y a eu une légère réparation de l'extrémité proximale, alors que l'extrémité distale a été très bien complétée. L'os ne s'articule pas avec l'omoplate, mais semble plus ou moins soudé au cubitus. Le radius, plus court, est libre. La main présente quatre doigts.

Triton N° 7 (Pl. 6, fig. 36). — Le fémur greffé, disposé de profil, a été entièrement conservé. Il ne présente pas de partie régénérée. Ayant été mal orienté, il n'a pu s'articuler à l'omoplate, mais s'y est pratiquement soudé, car la patte est raide, immobile, dirigée en arrière. La présence de la grosse extrémité distale du fémur, disposée latéralement, fait que la régénération a été troublée: il n'existe qu'un petit radius (pas de cubitus), et la main ne possède que trois doigts. Il semble que l'os greffé a tenu la place d'un cubitus.

et que la régénération a été, de ce fait, partielle (faits de même genre dans la série C III).

Triton N° 8 (Pl. 6, fig. 37). — Les trois quarts environ du fémur greffé (toujours de profil) ont été conservés. La régénération a reconstitué le quart manquant, mais l'os stylopodique est légèrement plus court que l'humérus témoin. Le zeugopode et l'autopode régénérés sont normaux.

SÉRIE II. GREFFE D'HUMÉRUS A LA PLACE DU FÉMUR.

Cette série comprend 8 animaux ayant subi une greffe d'humérus dans la cuisse gauche privée de son fémur. Ils ont été opérés en janvier 1923 et amputés un mois après à travers la greffe. Ils ont été radiographiés à deux reprises, en décembre 1923 et en juin 1924.

La patte postérieure droite, amputée dans le stylopode, a servi de témoin; elle a toujours régénéré normalement.

Triton N° 1 (Pl. 6, fig. 38). — Il n'y a guère qu'un quart de l'humérus greffé qui ait été conservé par l'amputation. Il s'articule au bassin et forme la tête d'un pseudo-fémur, qui est bien complété, tout en restant plus court cependant que le fémur du côté témoin. L'animal a régénéré une jambe à tibia et péroné très nets, et un pied à cinq doigts dont le tarse n'est pas encore visible.

Triton N° 2 (Pl. 6, fig. 39). — La radiographie montre une formation curieuse: un os extraordinairement épaissi, occupant presque tout le diamètre de la cuisse très élargie, et qui paraît posséder une double origine dans sa partie proximale. La partie antérieure semble provenir d'une prolifération d'un très petit reliquat de l'os greffé, la partie postérieure, d'une prolifération du bassin blessé; ces deux centres de régénération, en se rencontrant, ont pu donner naissance à cet os extraordinaire. On pourrait aussi penser que l'ébauche squelettique nouvelle aurait trouvé deux points d'appui, l'un sur le fragment d'os greffé, l'autre sur le bassin, ce qui expliquerait également cet élargissement.

Cet animal a du reste présenté une anomalie comparable de la patte antérieure (voir série I, N° 2). Pour le reste, la jambe et le pied ont été régénérés normalement.

Triton N° 3. — Le fragment d'humérus greffé est très petit et a dû être très activement phagocyté. Ce fragment constitue le sommet d'un os régénéré de bonne taille, seulement très légère-

ment plus court que le fémur de la patte témoin (qui n'a pas été amputée), bien qu'un peu plus épais. Il ne s'articule pas au bassin. Le tibia et le péroné du zeugopode régénéré sont nets et le pied normal.

Tritons Nos 4 et 5 (Pl. 6, fig. 40). — La moitié de l'humérus greffé a été conservée et a été complétée par néoformation de la partie manquante. Cet os est quelque peu plus gros et plus court que le fémur complété témoin. Le zeugopode régénéré contient un tibia et un péroné. Dans un cas, l'autopode ne présente que quatre doigts.

Triton N° 6. — Les deux tiers de l'humérus greffé ont été conservés et se distinguent nettement du tiers néoformé. Cet os paraît s'être mal mis en relation avec le bassin, de sorte que la patte n'est pas bien articulée. Pour le reste, la régénération est normale, bien que le pied ne possède que quatre doigts.

Triton N° 7 (Pl. 6, fig. 41). — La moitié d'humérus greffée a été complétée. L'os qui en résulte est plus court que le fémur témoin, et semble légèrement enfoncé sous le bassin. Le tibia, fort petit, est soudé au péroné; le pied a cinq doigts.

Triton N° 8. — Il semble n'être resté de l'humérus greffé qu'une esquille longitudinale qui se trouve englobée dans le tissu osseux néoformé qui l'entoure en avant et des deux côtés. Le tout constitue un os épais, plus court que le fémur témoin. L'animal a régénéré une jambe à tibia et péroné bien constitués, et un pied normal à cinq doigts.

Résumé des séries I et II.

Les faits montrent que l'os greffé (humérus à la place du fémur ou fémur à la place de l'humérus), ayant été sectionné lors de l'amputation, se comporte comme l'os normal en place. Par suite de sa propre prolifération et surtout par le fait qu'une partie du blastème squelettogène est venue se souder à la surface de section osseuse, il y a réparation plus ou moins complète de l'os sectionné. Celui-ci reste toutefois toujours inférieur en longueur à celle de la partie régénérée du côté témoin. Il y a là un fait absolument général, dont il est difficile de préciser la cause. Les autres segments régénérés, zeugopode et autopode, sont semblables aux mêmes parties du côté témoin.

La morphologie externe du régénérat n'a, comme on pouvait s'y

attendre, pas été modifiée. Il ne faut, en effet, pas attacher trop d'importance aux rares cas dans lesquels la main a présenté cinq doigts au lieu de quatre, ou le pied quatre doigts au lieu de cinq. On sait que déjà dans la régénération normale de telles anomalies se rencontrent. D'ailleurs, l'unique animal qui a présenté une main à cinq doigts avait régénéré un os stylopodique très court, mais très large, ce qui paraît en relation avec le fait que l'os greffé, orienté obliquement, avait été coupé en biseau et présentait ainsi une base plus large pour l'assise du blastème squelettogène. Tout le reste du bras était plus large que normalement. Dans un autre cas, où la régénération avait eu un point de départ situé en arrière de la surface de section et s'était développée parallèlement à l'extrémité distale de l'os greffé, il n'y a eu régénération que d'un seul os zeugopodique, l'extrémité de l'os greffé tenant la place du deuxième os de ce segment. En relation avec ce fait, la main n'était formée que de trois doigts.

Ces faits montrent l'existence de relations entre la dimension et l'emplacement de la surface osseuse d'une part et la différenciation du régénérat, mais il est malaisé d'en préciser la nature exacte.

SÉRIE III. GREFFE DU TIBIA ET DU PÉRONÉ A LA PLACE DU FÉMUR.

Cette série comprend neuf animaux opérés en février 1923, amputés dans la greffe le 1^{er} mai 1923. Ils ont été radiographiés deux fois, en décembre 1923 et en juin 1924.

Triton N° 1 (Pl. 6, fig. 42). — Le tibia et le péroné greffés se sont soudés (on voit encore très bien la ligne de soudure) en formant une sorte d'os court, n'ayant subi qu'un faible complètement, et en avant duquel ont été régénérés les os de la jambe et du pied. Le tibia régénéré est complètement soudé à l'os mixte stylopodique, le péroné régénéré est en partie soudé au nouveau tibia. Il y a eu néoformation d'un pied à cinq doigts. Le tibia et le péroné greffés sont restés de la taille d'os zeugopodiques normaux; la régénération ne les a allongés en aucune façon, de sorte que, bien que jouant le rôle d'un fémur, ils n'en ont pas du tout l'aspect.

Triton N° 2 (Pl. 6, fig. 43). — L'animal a perdu les greffes de tibia et de péroné. Il a cependant régénéré un pied à cinq doigts. Sur la première radiographie, aucun os n'est apparent, ni dans le moignon, ni dans le régénérat. La deuxième radiographie nous révèle de

grands changements: il y a eu apparition de trois os dans le moignon. 1^o Il s'est formé, tout en haut du moignon, un os de forme presque carrée, qui joue le rôle de fémur; il est en connexions étroites avec le bassin, et proviendrait peut-être d'une prolifération osseuse à partir d'une lésion de ce dernier. Il se pourrait, d'autre part, que de petits fragments aient subsisté et soient responsables de cet os de forme étrange. 2^o et 3^o Indépendamment de ce fémur, un peu plus bas, à sa droite et à sa gauche, se sont formés deux petits os qui pourraient correspondre à un tibia et à un péroné. Ce qui est essentiel, c'est que ces deux os se trouvent totalement contenus dans le moignon et non pas dans le régénérat. Il est possible que ces phénomènes soient la conséquence d'une perturbation apportée au développement normal du blastème par des reliquats de la greffe formant un obstacle mécanique. L'animal a encore régénéré un pied à cinq doigts.

Triton N^o 3. — L'animal, ayant perdu sa greffe, a régénéré une patte dépourvue de fémur. C'est un cas de régénération à partir d'un stylopode sans os (voir séries A).

Triton N^o 4. — Le tibia et le péroné greffés se sont complètement soudés, mais il semble que la ligne de soudure ne se trouve pas absolument dans l'axe de la patte, et que les deux os sont placés un peu transversalement. Il y a eu une légère réparation en deux points de cet os double, ce qui se traduit par une ombre plus claire sur la radiographie. Cet animal se présente comme un cas tout à fait exceptionnel en ce qu'il n'y a pas eu régénération du zeugopode. Il n'y a pas trace de tibia ou de péroné. Le tarse, qui commence à s'ossifier, est placé immédiatement au-dessous du stylopode. L'autopode est élargi en palette et présente 7 doigts.

Triton N^o 5 (Pl. 6, fig. 44). — Sur la première radiographie, on voit que les os zeugopodiques greffés se sont soudés. Il y a eu formation d'un nouveau tibia et d'un nouveau péroné dans le zeugopode régénéré. Sur la deuxième radiographie, on distingue nettement la partie complétée de l'os provenant de la fusion du tibia et du péroné greffés; cette partie est double, tordue, la partie réparée du péroné suit la torsion de celle du tibia en lui restant intimement accolée; la ligne de soudure est cependant tout à fait nette. Les os greffés et leur partie réparée sont restés indépendants du tibia et du péroné régénérés qui ne présentent rien d'anormal. L'autopode a cinq doigts.

Triton N° 6 (Pl. 6, fig. 46). — Le tibia et le péroné sont très nets. Tous deux ont été complétés de façon à former des os arrondis, boursofflés. En outre, le péroné s'est mis en connexion avec le bassin et se trouve, pour cette raison, placé légèrement plus haut que le tibia. Les deux os ne se sont pas fusionnés. Les os zeugopodiques régénérés sont parfaitement distincts et bien séparés des os greffés. On remarque cependant que, contrairement à ce qui se passe d'habitude, le péroné se trouve placé un peu plus haut que le tibia. Ceci serait peut-être en relation avec la même différence de position des os greffés. La patte droite, amputée dans la cuisse et servant de témoin, a régénéré normalement.

Triton N° 7 (Pl. 6, fig. 47). — Les os zeugopodiques greffés se sont soudés en un os unique, dont la nature double est apparente seulement à son extrémité proximale qui forme une sorte de tête articulaire, qui s'est mise en relation avec le bassin. La partie distale, par contre, est simple et formée par de l'os régénéré, ce qui est très facilement reconnaissable à son aspect plus clair. Le tout est cependant resté de dimensions exiguës, l'os entier étant à peu près de la même longueur que le tibia et le péroné du zeugopode régénéré. Le pied ne présente rien d'intéressant à signaler. Du côté témoin droit, il y a eu régénération normale après amputation dans la cuisse.

Triton N° 8 (Pl. 6, fig. 48). — Il est difficile de distinguer la partie greffée du bassin. Le tibia greffé est net, mais le péroné est douteux; le tout paraît plus ou moins fusionné. Le tibia régénéré est soudé au tibia greffé. La soudure du péroné nouveau au péroné ancien semble également réalisée, mais l'ossification est moins avancée. La patte droite, amputée dans la cuisse, a régénéré normalement et sert de témoin.

Triton N° 9 (Pl. 6, fig. 49). — Les os greffés sont très nets; ils sont restés indépendants et le péroné s'est mis secondairement en rapport avec le bassin. Il s'est produit un complètement très faible du tibia. Le péroné, également, a été un peu réparé, et cette partie régénérée est nettement soudée au tibia et au péroné néoformés. On voit le bord noir, mieux ossifié, de la partie complétée du péroné se prolonger par le bord du péroné régénéré d'un côté, du tibia régénéré de l'autre. L'extrémité supérieure du tibia se trouve presque au contact de l'os greffé qui lui fait vis-à-vis, et lui est

peut-être rattachée par un mince cartilage invisible sur la radiographie. La patte droite, qui avait été amputée dans la cuisse pour servir de témoin, a normalement régénéré.

SÉRIE IV. GREFFE DU RADIUS ET DU CUBITUS A LA PLACE DU FÉMUR.

Cette série comprend 5 animaux, opérés en février 1923 et amputés le 1^{er} mai 1923. Ils ont été radiographiés à deux reprises, en décembre 1923 et en juin 1924.

Triton N° 1 (Pl. 6, fig. 50). — Le radius et le cubitus greffés sont nets, partiellement soudés entre eux. Le cubitus s'est mis en connexion avec le bassin. Les os zeugopodiques régénérés sont parfaitement distincts des os greffés (qui ont tous deux subi un léger complètement), mais ils sont également soudés entre eux. Le pied présente 6 doigts.

Triton N° 2 (Pl., fig. 51). — Les os zeugopodiques greffés se sont soudés, constituant un os court, unique, par un remaniement presque complet. La double origine de cet os est bien visible dans sa partie proximale. Le zeugopode régénéré contient un tibia et un péroné normaux et indépendants. Le pied est normal.

Triton N° 3. — Le radius et le cubitus greffés ont disparu ou ont été si profondément remaniés qu'on ne peut plus les reconnaître. Cependant l'os formé, qui paraît correspondre à un fémur, n'en a guère l'allure et ressemble plutôt, par sa forme trapue, au radius et au cubitus soudés du N° 2, par exemple, le remaniement ayant été poussé plus loin. Les os zeugopodiques sont normaux.

Triton N° 4. — Dans le moignon se trouve un petit os unique, d'aspect très clair, mais dont l'extrémité proximale arrondie, indépendante du bassin, semble pourtant indiquer un remaniement d'un des deux os greffés (le radius et le cubitus sont moins massifs que le tibia et le péroné et peut-être d'un remaniement plus facile). Le zeugopode et l'autopode régénérés sont normaux.

Triton N° 5. — Sur la première radiographie on voit nettement un os greffé qui s'est mis en rapport avec le bassin et qui est en train de subir des remaniements. Sur la deuxième radiographie ces remaniements sont terminés et l'on pourrait se croire en présence d'un petit fémur régénéré. Notons cependant que cet os est exactement de la même longueur et seulement très légèrement plus épais

que le radius normal en place du même animal (il est plus mince sur la première radiographie). Le zeugopode et l'autopode régénérés sont normaux.

SÉRIE V. GREFFE DES OS DE LA RÉGION DU GENOU A LA PLACE DU FÉMUR.

Trois animaux subissent, le 28 janvier 1923, la greffe de la moitié distale du fémur droit rattachée par son articulation du genou aux moitiés proximales du tibia et du péroné, à la place du fémur gauche. Le tout a été greffé d'une pièce, avec la capsule articulaire, qui n'a pas été touchée.

Triton N° 1 (Pl. 6, fig. 52). — Les deux os greffés sont très nets, mais ont été remaniés. On a ainsi un fémur, un tibia et un péroné tout aussi bien constitués que dans maints autres cas de régénération, mais (ceci est intéressant pour les question de potentialité de la base) leur ensemble n'a que la valeur d'un squelette stylopodique et l'animal a régénéré un zeugopode contenant un tibia et un péroné très nets, ainsi qu'un pied à cinq doigts. Le péroné néoformé est soudé secondairement au péroné greffé.

Triton N° 2 (Pl. 6, fig. 53). — Les trois os greffés sont très distincts. Il y a eu régénération d'un tibia et d'un péroné qui sont plus ou moins soudés ou rattachés aux tibia et péroné greffés.

Triton N° 3. — Seul le fragment de fémur greffé a été conservé. Il a été complété et l'animal a régénéré un zeugopode et un autopode normaux.

Résumé des séries III, IV et V.

Lorsque le fémur a été remplacé par les os du segment zeugopodique (tibia, péroné, ou radius-cubitus) et que l'amputation dans la cuisse a été faite de manière à décapiter légèrement les os transplantés, on constate que, contrairement aux cas des séries précédentes, il n'y a qu'une régénération insignifiante de la portion stylopodique du squelette. Les os greffés subissent bien un très léger complètement, mais ne dépassent guère les dimensions qu'ils ont normalement lorsqu'ils sont en place. Il en résulte que la cuisse est toujours beaucoup plus courte que du côté témoin.

Il semble que la présence d'une double surface osseuse, au niveau du segment amputé, soit de nature à induire une différenciation

plus directe du blastème en tibia et en péroné. Ce fait explique peut-être qu'assez fréquemment les os zeugopodiques nouveaux soient soudés en partie ou totalement aux anciens os zeugopodiques greffés dans le stylopode. Il semble même que, dans un cas, les os greffés aient joué le rôle d'os zeugopodiques, si bien que le zeugopode n'a pas été du tout régénéré.

Par ailleurs, les os greffés subissent fréquemment des phénomènes secondaires de soudure et de remaniement.

Dans les cas où le fémur a été remplacé par le squelette du genou (extrémité distale du fémur et partie proximale des os tibia et péroné), les os greffés ne subissent aussi qu'un complètement insignifiant et même se soudent purement et simplement aux os zeugopodiques néoformés.

SÉRIE VI. GREFFE DE FÉMUR A LA PLACE DU TIBIA ET DU PÉRONÉ.

Cette série comprend 5 animaux opérés en février 1923 et amputés dans la greffe le 1^{er} mai 1923. Ils ont été radiographiés en décembre 1923, puis en juin 1924. La greffe se trouve toujours du côté droit.

Triton N° 1 (Pl. 6, fig. 42, à droite). — Le fémur a été greffé trop haut. Sur un certain parcours, il est parallèle au fémur normal auquel il s'est soudé, et ne le dépasse que de fort peu. Cette extrémité inférieure est entourée d'une matière osseuse diffuse régénérée qui la réunit au tibia et au péroné formés plus bas. Le pied est normal et possède 5 doigts. Il résulte de cette disposition un allongement du segment stylopodique, puisque le fémur en place et le morceau de fémur greffé ne forment pratiquement qu'un os, plus long que ne l'était le fémur primitif.

Triton N° 2 (Pl. 6, fig. 43). — En comparant les deux radiographies, on est amené aux constatations suivantes: le fragment de fémur greffé, très net sur la première radiographie, apparaît soudé au fémur normal sur la seconde. Il y a eu une certaine réparation régénérative de cet os qui s'est produite dans la direction de l'axe de la patte; le fragment de fémur lui-même est placé en travers de la patte. Un peu plus bas, on voit le tibia et le péroné du zeugopode régénéré. Il y a six métatarsiens. Ici encore, comme dans le cas envisagé plus haut (N° 1), il y a eu allongement du stylopode, dont l'os d'origine triple (os ancien, os greffé, os régénéré), n'est cependant pas soudé au tibia et au péroné.

Triton N° 3 (Pl. 6, fig. 54). — Un fragment du fémur greffé a été conservé. L'animal a en outre régénéré un zeugopode contenant des os normaux et un pied à cinq doigts. Comme il ne s'est pas produit ici de soudure entre le fémur et la greffe, il en résulte que l'animal possède un segment supplémentaire. Toutefois la partie régénérée du fragment de fémur greffé paraît soudée aux extrémités proximales du tibia et du péroné, qui n'en ont pas moins la longueur normale.

Triton N° 4 (Pl. 6, fig. 44). — Le fémur est normal. Un fragment du fémur greffé a subsisté sous forme d'une partie d'os plus sombre visible sur les deux radiographies. Ce fémur a été remanié de façon à constituer un pseudo-péroné. En comparant les deux radiographies, on voit nettement les progrès de ce remaniement; sur la première, l'os est informe; sur la deuxième, il a pris l'aspect d'un péroné assez normal. Il s'est en outre formé un tibia, plus ou moins soudé au péroné en question. A droite comme à gauche (série III, N° 4), l'animal a régénéré 7 doigts.

Triton N° 5 (Pl. 6, fig. 45). — Le morceau de fémur greffé est placé en travers, à peu près perpendiculairement au fémur normal, au-dessous de lui, et ne le touchant pas. Le fémur en place a subi un certain épaissement, probablement à la suite d'une petite lésion. Le fémur greffé a été complété par régénération d'une façon curieuse. Son extrémité régénérée va en se bifurquant: l'une des bifurcations représente le tibia, l'autre le péroné. Il s'agit bien ici d'un seul os de signification triple; l'ébauche qui devait donner naissance au tibia et au péroné s'est évidemment soudée au fragment de fémur régénéré, suivant l'orientation spéciale de ce fragment, si bien que toute la patte se trouve orientée d'une façon anormale.

SÉRIE VII. GREFFE D'UN MORCEAU DE FÉMUR A LA PLACE DU RADIUS ET DU CUBITUS.

Deux animaux subissent cette opération en février 1923. Ils ont été amputés le 1^{er} mai et radiographiés à deux reprises, en décembre 1923 et en juin 1924.

Triton N° 1 (Pl. 6, fig. 55). — L'humérus est normal. Le fémur greffé a été remanié et considérablement épaissi; il a presque l'allure de deux os soudés et occupe, dans l'avant-bras, l'espace nécessaire à deux os. Plus bas, et indépendamment de la greffe, il y a eu

régénération d'un radius et d'un cubitus. Le radius n'est encore qu'à peine indiqué, alors que le cubitus est déjà bien développé. Le bras possède donc ainsi un segment supplémentaire.

Triton N° 2 (Pl. 6, fig. 56). — Le fémur greffé est très net. Dans la première radiographie, il semble s'être soudé à l'humérus, mais ce n'est là qu'une apparence due à la position du bras et la deuxième radiographie montre nettement qu'il n'y a aucune connexion entre ces deux os. L'animal a régénéré un avant-bras contenant un radius et un cubitus parfaitement distincts du fémur greffé, de sorte que la patte présente un segment supplémentaire.

Résumé des séries VI et VII.

Dans ces expériences où les os du zeugopode (jambe ou bras) ont été remplacés par un morceau de fémur, on constate que l'amputation pratiquée dans le zeugopode a, sans exception, été suivie non pas seulement de la régénération d'un autopode, mais de celle de nouveaux os zeugopodiques. Le fémur greffé s'est tantôt soudé au fémur en place, tantôt est resté libre. Son extrémité sectionnée présente des phénomènes variables de complètement et se trouve souvent soudée par sa partie reconstituée aux nouveaux os du zeugopode.

Dans un cas, le fémur greffé occupait la place du péroné et il n'y a eu régénération que d'un tibia situé parallèlement à lui.

SÉRIE VIII. GREFFE D'UN FÉMUR A LA PLACE DE LA RÉGION DU GENOU.

Trois animaux ont subi, le 28 janvier 1923, une greffe du fémur gauche dans la région de la patte droite correspondant à la moitié distale du stylopode et à la moitié proximale du zeugopode (c'est l'opération inverse de celle effectuée dans la série V sur les mêmes animaux du reste).

Triton N° 1. — Le fémur gauche greffé s'est soudé à la moitié proximale conservée du fémur droit, donnant un os remanié, ayant proliféré, épaissi dans tous les sens et plus long qu'un fémur normal. L'animal a régénéré le squelette du zeugopode, bien qu'une partie de ce segment ait été conservée et soit occupée par le fémur. Le tibia et le péroné de ce zeugopode régénéré sont de la même taille

que ceux qui ont été reformés à gauche. L'extrémité du fémur greffé est soudée au péroné. La patte droite est ainsi beaucoup plus longue que la patte gauche.

Triton N° 2. — Le fémur s'est soudé au fémur normal sous un angle presque droit, ce qui a empêché un allongement du premier segment. La régénération du zeugopode et de l'autopode s'est faite normalement.

Triton N° 3. — Les deux fémurs se sont soudés bout à bout, donnant un os unique excessivement long. Le segment stylopodique se trouve ainsi rallongé de façon très appréciable. Pour le reste, la régénération a été normale.

En résumé, la soudure de la partie fémorale greffée au fémur normal entraîne un allongement de l'os stylopodique. Bien que, comme dans les deux séries précédentes, on ait eu une régénération à point de départ zeugopodique, les os du zeugopode ont toujours été régénérés. On voit ainsi comment la présence d'un squelette ancien, même anormal, modifie la différenciation du blastème et par suite les potentialités apparentes du segment.

SÉRIE IX. GREFFE D'UNE CÔTE A LA PLACE DU FÉMUR.

Cette série comprend 5 animaux, opérés le 23 mai 1923, amputés à travers la greffe deux mois après et radiographiés en décembre 1923. Ils ont tous régénéré la jambe et le pied.

Triton N° 1. — La côte greffée est très nette, on ne voit pas de complètement de cet os. Quant au régénérat, il est si jeune que c'est à peine si on peut deviner les os du zeugopode.

Triton N° 2 (Pl. 6, fig. 57). — La côte greffée a été complétée et a subi de ce fait un certain allongement, mais ne s'est guère épaissie. Le tibia et le péroné du zeugopode régénéré sont déjà indiqués; le pied a 4 doigts.

Triton N° 3. — La côte greffée ressort nettement sur la radiographie. Les métatarsiens et les phalanges sont déjà bien ossifiés, mais aucun autre os n'est visible. Il est difficile de dire, vu le jeune âge du régénérat, s'il y a eu réellement suppression du segment zeugopodique, ce qui serait admissible d'après l'aspect général de la partie régénérée.

Triton N° 4. — L'animal a régénéré un zeugopode à tibia et péroné commençant à se calcifier et un pied à 5 doigts. La côte

greffée est extrêmement nette: elle est placée légèrement de travers et ne montre aucun signe de complètement. Du reste, les os du zeugopode remontent en partie parallèlement à la côte, ce qui indique que la régénération s'est faite latéralement par rapport à la partie greffée.

Triton N° 5. — Cet animal n'a été amputé que le 15 septembre. Il a régénéré une patte à 5 doigts, mais aucun os n'est encore visible, sauf la côte greffée.

SÉRIE X. GREFFE D'UN FRAGMENT D'OMOPLATE A LA PLACE DU FÉMUR.

4 animaux, opérés le 17 janvier 1923, amputés le 1^{er} mai, ont été radiographiés en décembre 1923. Ils ont tous régénéré une patte normale.

Tritons N°s 1, 2 et 3 (Pl. 6, fig. 58). — Il y a eu régénération de la moitié distale du stylopode, du zeugopode (à tibia et péroné nouveaux) et de l'autopode. Cette moitié de stylopode contient un petit os nouveau, tout à fait comparable à la partie régénérée du fémur de la patte témoin. On ne peut distinguer la greffe dont la présence a certainement déterminé l'emplacement de ce fémur qui, contrairement à ce que l'on observe après simple extraction complète de l'os, ne pénètre pour ainsi dire pas dans le moignon et reste ainsi très éloigné du bassin. La greffe, probablement décalcifiée, est invisible et a peut-être même été résorbée.

Triton N° 4. — Cet animal a régénéré un zeugopode et un autopode normaux, alors que dans le moignon on peut distinguer une ombre qui représente peut-être ce qui reste de la greffe remaniée, ou encore une petite ébauche de fémur.

Résumé des séries IX et X.

Dans un cas, la greffe de côte placée obliquement n'a en rien modifié la différenciation du blastème qui a manifesté seulement les potentialités formatives du segment stylopodique: régénération du zeugopode et de l'autopode. Lorsque la côte est placée dans l'axe du membre, elle subit, par utilisation d'une partie du blastème, un léger accroissement. On constate le même phénomène lorsque la greffe est constituée par un fragment d'omoplate.

SÉRIE XI. GREFFE D'UN FRAGMENT DE FÉMUR RETOURNÉ
EN PLACE.

Cette série comprend 8 animaux opérés le 22 janvier 1923, amputés à travers la greffe le 1^{er} mai. Ils ont été radiographiés en décembre 1923, puis à nouveau en juin 1924. L'intérêt de cette expérience résidait dans la question de la polarité de l'os.

Triton N° 1 (Pl. 6, fig. 59). — Le fémur greffé, assez épais, s'est placé transversalement par rapport à l'axe. Par suite de cette orientation, il n'a présenté aucun complètement, si bien qu'il ne ressemble en rien à un fémur normal, mais a l'air de s'être simplement épaissi irrégulièrement et peut être un peu allongé, mais sans tendre à reprendre sa place normale dans l'axe du stylopode. Le segment stylopodique a pratiquement été supprimé (la greffe se trouvant presque entièrement dans le corps même), et l'animal n'a directement régénéré qu'un zeugopode à tibia et péroné normalement placés, très rapprochés de l'extrémité distale de la greffe et lui enlevant par là toute chance d'accroissement. Le pied n'a que quatre doigts.

Tritons Nos 2 et 3 (Pl. 6, fig. 60). — Il y a eu production d'une ébauche de nouvelle formation qui a englobé le fragment de fémur greffé qui est fort petit et a dû subir une phagocytose intense. Ce qui en reste se trouve à l'intérieur de l'os reformé qui est articulé au bassin. Le zeugopode et l'autopode régénérés sont normaux.

Triton N° 4. — Le fragment de fémur greffé était enfoncé assez profondément pour se mettre en connexion avec le bassin. Il a été complété de manière à reformer un fémur d'aspect presque normal, et s'est épaissi en arrière. Le zeugopode néoformé contient un tibia et un péroné; l'autopode n'a que 4 doigts.

Tritons Nos 5 et 6 (Pl. 7, fig. 61). — Le morceau d'os greffé est englobé dans une ébauche de fémur qui le déborde de tous côtés. A part son manque de connexion avec le bassin, ce fémur nouveau est tout à fait semblable au fémur régénéré témoin. Le zeugopode régénéré contient un tibia et un péroné, le pied présente 5 doigts.

Triton N° 6 (Pl. 7, fig. 62). — Le fragment de fémur greffé sert de base à une ébauche distale, si bien que l'ensemble présente l'aspect d'un fémur régénéré normal, mais n'est pas articulé au bassin. Les deux segments distaux régénérés sont normaux.

Triton N° 8. — Cet animal a perdu la greffe de fémur qui lui avait été faite (cette perte avait été notée). Il a régénéré un zeugopode, contenant un tibia et un péroné, et un pied à cinq doigts. Le fémur n'a pas été régénéré, mais dans la deuxième radiographie les os zeugopodiques semblent avoir pénétré dans le moignon, de sorte qu'il y a eu suppression effective d'un segment (voir série A I).

En résumé, on constate dans la série XI des faits parallèles à ceux qui ont été indiqués dans les deux séries précédentes. Lorsque la greffe a été perdue ou lorsque l'os greffé est orienté obliquement par rapport à l'axe du membre, le stylopode amputé ne manifeste que ses potentialités régénératives propres: néoformation du squelette du zeugopode et de l'autopode.

Lorsqu'au contraire le fémur greffé en position renversée occupe l'axe du membre, la présence de l'os sectionné lors de l'amputation entraîne une modification de la formation et de la différenciation du blastème, si bien qu'une partie du matériel formateur sert à compléter l'os sectionné. Il est remarquable que, dans ce cas, l'os est complété par une régénération presque aussi développée que dans la régénération normale. Cette régénération est beaucoup plus complète que lorsque les parties squelettiques greffées sont constituées par les os du zeugopode, par une côte ou une omoplate. Elle est comparable à ce qui se passe dans les greffes croisées d'os stylopodiques (fémur à la place de l'humérus et vice-versa). Il y a là une sorte d'action spécifique des os stylopodiques qui est peut-être en rapport avec les dimensions et la forme de la surface osseuse sectionnée. Peut-être aussi faut-il faire intervenir les phénomènes de rétraction et de réorganisation des parties molles (par insertion de muscles sur l'os greffé) qui doivent varier suivant la longueur et le volume des parties squelettiques greffées. Il n'est pas impossible que ces remaniements des parties molles soient directement en rapport avec la masse du blastème squelettique formé, mais cette relation reste obscure.

SÉRIE XII. EXTRACTION DE LA PARTIE PROXIMALE DU FÉMUR.

Dans toutes les expériences sur la régénération de l'os lui-même, il est toujours difficile de faire la part de ce qui revient à une régénération véritable ou à une simple prolifération. Il paraissait inté-

ressant d'étudier ce que l'os lui-même est capable de former en l'absence de tout blastème régénérateur, et il semble que l'observation de la régénération centripète doit fournir de bonnes indications sur ce point. Dans une régénération centrifuge d'un membre même non amputé, il y aurait toujours, en effet, la possibilité d'une intervention d'un petit blastème.

Cette série comprend 7 animaux, opérés en novembre 1922, qui ne subirent pas d'amputation. Ils ont été radiographiés une première fois en décembre 1923 et une deuxième fois en juin 1924.

Tritons Nos 1, 2 (Pl. 7, fig. 63) et 3. — Une partie assez importante du fémur a été conservée et a donné lieu à une régénération centripète. On voit que l'extrémité sectionnée (proximale) est revêtue d'une calotte de tissu osseux proliféré qui descend tout autour de l'os sur une certaine longueur. On peut noter que l'épaisseur de cette calotte est environ la même en avant et sur les côtés où elle va en s'amincissant, et qu'il n'y a pas à proprement parler de régénération centripète tendant à reconstituer un fémur normal, mais simplement une cicatrisation par prolifération de l'os blessé. Après l'opération, la cuisse s'est fortement rétractée et l'extrémité supérieure du fémur sectionné s'est rapprochée du bassin jusqu'à le toucher. Aussi la patte est-elle d'aspect normal, mais raccourcie de la longueur d'un demi fémur environ. On peut noter encore que, dans les trois cas, si l'articulation coxale est quelque peu anormale, la mobilité de la patte est parfaite, ce qui ressort nettement des différences de position du membre dans les deux radiographies du même animal. Il n'y a donc pas eu soudure du fémur blessé au bassin.

Triton No 4 (Pl. 7, fig. 64). — Le morceau de fémur est ici assez petit (2^{mm},5, 3^{mm} avec la calotte régénérative), représentant peut-être le tiers de la longueur d'un os normal. Il s'est fait une prolifération autour de l'extrémité blessée de l'os, l'entourant d'une calotte ovoïde. Il s'est produit une forte rétraction du segment stylopodique et le petit fémur s'est mis en relation avec le bassin. Sur la première radiographie, il ne touche pas encore tout à fait le bassin, mais est à son contact sur la deuxième, quoique sa taille n'ait absolument pas changé et que la position de la patte soit la même. Il s'en suit un notable raccourcissement du membre.

Tritons Nos 5, 6 et 7 (Pl. 7, fig. 65). — Une très petite partie seulement du fémur a été conservée (1^{mm}—1^{mm},5); il ne s'est produit

ni régénération centripète ni prolifération cicatricielle. La patte a subi un très grand raccourcissement. On peut très bien suivre cette rétraction progressive chez l'un des animaux en comparant les deux radiographies. Sur la première, l'os est encore assez éloigné du bassin, alors que, six mois plus tard, les connexions se sont établies et la cuisse (qui ne mesure plus que 2^{mm} au lieu de 7^{mm} dans la patte témoin) se trouve extrêmement raccourcie.

En résumé, cette série montre qu'il faut tenir compte des phénomènes propres de prolifération de l'os, qu'il est, dans la régénération, difficile de distinguer des processus de néoformation proprement dits. L'étendue de la prolifération de l'os est d'ailleurs assez variable.

CONCLUSIONS.

De l'ensemble des faits rapportés dans ce chapitre, on peut dégager les résultats généraux suivants :

1° La transplantation d'os en situation anormale ne modifie en rien la morphologie générale du régénérat. Que le fémur soit remplacé par un humérus, par l'ensemble des os radius et cubitus ou tibia et péroné, ou par une côte ou un fragment d'omoplate, la cuisse amputée donne toujours naissance, par régénération, à une patte postérieure. De même, la greffe de fémur à la place de l'humérus ne modifie en rien les potentialités régénératives du bras qui continue à produire, par régénération, un membre antérieur. Cette conclusion est en accord avec celle qui se dégageait de la première partie de ces recherches : le squelette de nouvelle formation, présent dans le régénérat, ne dérive pas de l'ancien ; ce sont les parties molles du membre qui conditionnent la morphogénie du régénérat.

2° Un des faits les plus remarquables est le contraste que l'on observe, dans la régénération, entre les cas où la greffe se trouve avoir été éliminée ou placée en dehors de l'axe du membre et ceux où la greffe occupe réellement une situation axiale. Dans le premier cas, tout se passe comme si le squelette avait été purement et simplement extrait ; le stylopode donne alors naissance uniquement aux os du zeugopode et de l'autopode, et nous trouvons là une confirmation remarquable de la loi formulée dans la deuxième partie de ce mémoire, concernant les potentialités des divers segments.

Lorsqu'au contraire une surface osseuse, même étrangère, se trouve intéressée par l'amputation, elle intervient, par une action de présence, en accaparant une partie du blastème formateur qui sert à compléter l'os sectionné. Nous retrouvons là la différence, sur laquelle j'ai insisté, qui sépare la régénération normale du même processus se produisant sur un membre dépourvu de squelette. On comprend ainsi que si, dans le cas normal, la régénération est plus complète que dans le cas où l'os est absent, cela tient à ce que l'os sectionné présent dans la surface d'amputation exerce une action d'ordre mécanique sur la formation et la différenciation du régénérat.

Cette action, la surface osseuse ne l'exerce qu'à la condition d'être assez rapprochée de la surface d'amputation. J'ai indiqué plus haut que, lorsque la greffe a basculé et se trouve en dehors de l'axe du membre, tout se passe comme s'il n'y avait pas d'os du tout. Cette relation se trouve confirmée par des expériences dont je n'ai pas encore parlé et dans lesquelles j'extrayais la partie distale du fémur et amputais la patte au niveau du genou. Dans deux cas il n'est resté qu'une petite extrémité proximale du fémur si bien que la surface osseuse se trouve très en arrière du niveau d'amputation. La régénération s'est alors produite comme s'il n'y avait pas d'os du tout; elle a donné naissance seulement aux os du zeugopode et de l'autopode, manifestant une fois de plus les potentialités propres au segment stylopodique. Dans un autre cas (Pl. 7, fig. 75), la portion proximale de fémur était beaucoup plus grande ($\frac{1}{4}$ environ de l'os total), mais, par suite sans doute de la désinsertion des muscles antagonistes s'insérant sur la partie réséquée, l'os avait basculé et se présentait en position oblique, hors de l'axe du membre. Ici encore le stylopode n'a régénéré que les os du zeugopode et du pied.

Toutes les fois, au contraire, que l'os sectionné, que ce soit celui du segment ou un os étranger greffé, se trouve dans l'axe du membre et assez près du niveau d'amputation, il est plus ou moins complété grâce à une assimilation d'une partie du blastème squelettogène qui, au lieu de donner seulement le squelette des segments plus distaux par une différenciation effectuée en direction centrifuge, se trouve ainsi amené à reconstituer, au moins en partie, l'os du segment antécédent.

3° La comparaison des portions d'os stylopodique régénérées par ce mécanisme, suivant qu'il s'agit de l'os propre au segment

ou de divers os étrangers, fournit des résultats assez curieux qu'il est difficile d'expliquer. Si, en effet, dans une cuisse amputée, se trouve présent le fémur normal, celui-ci, dont la longueur atteint, en moyenne, 0,70 à 0,75 cm., se trouve complété assez exactement et l'ensemble de l'os ancien et de la partie reconstituée est également de 0,70 à 0,75 cm. Si le fémur a été remplacé par un humérus dont la longueur normale est égale ou légèrement supérieure à celle du fémur, l'os mixte reconstitué par régénération n'atteint en moyenne que 0,60 à 0,65 cm. Si enfin le fémur a été remplacé par les systèmes tibia péroné ou radius cubitus, la régénération de ces os est très faible et la longueur totale ne dépasse guère 0,35 cm. Il y a là une relation difficile à comprendre et qui doit correspondre à ce que, dans chaque cas, la masse du blastème formateur (pour un niveau sensiblement identique d'amputation) a été quelque peu différente. Si la nature, la dimension, la forme des surfaces osseuses peuvent intervenir dans la différenciation du blastème squelettogène — et nous avons vu que cette action mécanique est certaine — on comprend moins aisément que les mêmes particularités puissent influencer sur la masse de ce blastème qui est engendré par les parties molles du segment. Il semble que l'on puisse envisager un essai d'explication basé sur les phénomènes de rétraction et de remaniements que subissent, suivant les cas, ces parties molles. Si, par exemple, on a laissé en place l'os (régénération normale), la plupart des muscles conservent, après amputation, leur situation réciproque et l'on aurait ainsi la condition favorable à la production de la plus grande masse possible de blastème squelettogène. Si, à la place d'un fémur, on a greffé un humérus ou un fémur en position retournée, les muscles désinsérés peuvent, dans l'intervalle entre l'opération et l'amputation consécutive, s'insérer à nouveau sur le squelette étranger et garder, à peu de chose près, leurs rapports primitifs. On aura alors une masse de blastème à peu près équivalente ou un peu inférieure à celle qui est produite normalement. Si enfin le fémur extrait a été remplacé par les os beaucoup plus courts du zeugopode, le remaniement des parties molles doit être beaucoup plus considérable et par suite la masse du blastème plus réduite. Ainsi s'expliquerait la régénération très faible de ces os occupant l'axe du stylopode. Ces considérations conduiraient ainsi à rattacher la masse du blastème squelettogène à l'architecture des parties

molles; c'est peut-être aux modifications variables de cette architecture, consécutives aux lésions occasionnées par la simple extraction de l'os, qu'il faut attribuer les résultats variables constatés dans la masse du blastème formé par un segment désossé et, par suite, dans l'étendue et le nombre des parties squelettiques régénérés.

4° C'est aussi un fait intéressant, au point de vue de la mécanique de la différenciation du blastème, que si l'os blessé se trouve en dehors de l'axe du membre, la régénération peut avoir un point de départ situé plus proximale et la différenciation du blastème se fait alors tangentielle à l'extrémité distale de l'os greffé. C'est ainsi que l'extrémité de l'os greffé a pu jouer le rôle d'un des os du zeugopode, si bien qu'il n'y a eu formation que de l'os zeugopodique complémentaire. Dans ce cas, l'autopode est lui-même incomplètement régénéré, comme cela aurait pu être produit par une hémisection du pied ou de la jambe.

5° L'action mécanique de la présence d'un os, agissant soit par sa surface osseuse, soit par le maintien des rapports des parties molles, ressort encore des résultats fournis par les greffes de fémur à la place du tibia et du péroné. Que l'os greffé soit soudé ou non au fémur en place, il y a allongement du segment stylopodique. L'amputation, faite à l'extrémité distale du zeugopode, devrait, s'il n'y avait pas d'os greffé, donner naissance à un simple autopode. Or, il y a, par cette extrémité de la jambe, régénération d'une nouvelle jambe à squelette complet, si bien que tout le membre se trouve réellement allongé.

Tous ces faits montrent que s'il n'intervient pas dans la genèse du blastème squelettogène, l'os de la partie basale exerce une action indiscutable sur la différenciation du régénérat. Ceci montre combien la méthode de l'extraction d'os est précieuse pour l'analyse des potentialités régénératives propres aux divers segments, abstraction faite des actions secondaires exercées par les surfaces osseuses avec lesquelles le blastème formateur contracte des rapports étroits.

CHAPITRE VIII

GREFFES DE TERRITOIRES

Les résultats exposés dans les chapitres précédents montrent qu'il faut indiscutablement rapporter aux parties molles de la base

d'un régénérat les potentialités qui se manifestent dans la morphogénèse de ce dernier. L'os n'intervient dans ce phénomène que d'une façon secondaire, propre d'ailleurs à masquer en partie, par une sorte de régulation mécanique, les potentialités réelles du segment.

J'ai cherché à vérifier ces idées directrices en effectuant non plus des greffes de pièces osseuses, mais des greffes de territoires, ce que j'ai réalisé par trois méthodes. Dans un cas, après extraction du fémur, j'ai greffé l'ensemble du territoire tarse, à l'exclusion de la peau. La greffe comprenait non seulement les osselets du tarse, mais les muscles, les ligaments, le tissu conjonctif, les nerfs et les vaisseaux. Dans une deuxième série d'essais, j'ai transplanté, sur le dos, des segments de bras, auxquels j'ai secondairement extirpé l'humérus. Il s'agit, dans ce cas, de régénération à partir de segments désossés, transplantés dans une région tout à fait étrangère au territoire général de la patte, recevant par conséquent une innervation tout à fait différente.

Dans une troisième série, j'ai transplanté, dans la cuisse, à la place du fémur, des segments de l'axe de la queue, comprenant outre la portion vertébrale et médullaire une partie importante des tissus mous adjacents.

I. GREFFE DU TARSE ENTIER A LA PLACE DU FÉMUR.

Cette série comprend huit animaux auxquels j'ai greffé, le 15 février 1923, le tarse, d'une seule pièce, à la place du fémur. Ils ont été amputés le 15 mai et radiographiés, d'abord en décembre 1923 puis en juin 1924.

Triton N° 1. — L'animal n'a pas régénéré de zeugopode, mais directement un pied à quatre doigts. Les os du tarse greffé sont très nets; il en est resté 5, après amputation dans la greffe. Dans la première radiographie (Pl. 7, fig. 66), le tarse régénéré n'est pas encore visible; sur la seconde, l'ossification est plus avancée, mais tous les os ne sont pas encore distincts. Cependant, rien qu'à considérer l'aspect du régénérat, il est évident qu'il y a eu régénération de plus d'os du tarse qu'il n'en faudrait pour simplement compléter le tarse greffé. Il y aurait plutôt tendance à reformer un tarse complet. Ceci est confirmé par l'examen histologique. Celui-ci prête peut-être matière à discussion par le fait que l'ampu-

tation de la patte, en vue de la fixation, a été faite à ras le corps, et que certains des os de la greffe se trouvaient plus haut, dans le corps même de l'animal. Mais ce qui ne fait aucun doute, c'est le nombre supérieur d'os à celui d'un tarse normal. D'après mon interprétation, qui semble correcte, le tarse régénéré est tout à fait complet quoiqu'un peu irrégulier (8 os) et la coupe contient encore trois os de la greffe.

En somme il est résulté un raccourcissement extrême de la patte qui se résume pratiquement à un pied.

Triton N° 2. — L'animal n'a pas régénéré de zeugopode mais seulement un autopode à quatre doigts. Les os du tarse ne sont pas visibles, mais l'autopode est tout à fait de même taille que l'autopode régénéré témoin, et paraît donc être complet. La greffe paraît avoir été fortement remaniée. On ne peut même plus y reconnaître d'os du tarse du tout. On y distingue principalement deux petits os, réunis par un pont, et qu'au premier abord on pourrait prendre pour un tibia et un péroné excessivement mal formés, mais la formation d'un tibia et d'un péroné soudés au bassin serait tout à fait incompréhensible. Il faut donc admettre un remaniement des os du tarse, facilité peut-être par le jeune âge de l'animal; il y a certainement eu prolifération, mais en tout cas il ne s'agit pas là d'une régénération d'os. En outre, quant au point essentiel (absence du zeugopode), l'animal se conforme tout à fait au type de la série.

Triton N° 3 (Pl. 7; fig. 67). — L'animal n'a pas régénéré de zeugopode mais un autopode à quatre doigts; 4 à 5 os du carpe greffé ont été conservés. Comme le moignon du stylopode est excessivement court (la greffe est presque totalement contenue dans le corps même), il n'y a pratiquement qu'un seul segment, l'autopode, soit un pied rattaché directement au corps.

Triton N° 4. — Il n'y a pas eu régénération d'un zeugopode, mais seulement d'un autopode à cinq doigts. Trois os de la greffe ont été conservés. Celle-ci est nettement dans le moignon (non dans le corps) et ne touchant donc pas au bassin comme chez les animaux N°s 1, 2 et 3.

Triton N° 5 (Pl. 7; fig. 69). — On voit nettement 5 os du tarse greffé qui sont en partie dans le corps, touchant au bassin, en partie dans le moignon stylopodique. Il n'y a pas de zeugopode. L'auto-

pode régénéré est rétréci. Il n'a que 4 doigts et se distingue nettement du moignon stylopodique, beaucoup plus large.

Triton N° 6. — Cet animal n'a été radiographié qu'une fois. Il n'a pas régénéré de zeugopode, alors que l'autopode est grand et bien formé. Quant à la greffe, les os sont très clairs, ce qui indique un remaniement.

Triton N° 7. — Cet animal a régénéré un zeugopode et un autopode normaux (Pl. 7, fig. 70). Ceci est en contradiction avec ce qui a été dit plus haut, mais s'explique aisément par le fait qu'un seul et unique os du tarse a été conservé après amputation. La greffe a été trop peu importante pour exercer une action quelconque et les tissus du moignon ont pu exercer leur influence en dépit d'elle et produire une régénération normale.

Triton N° 8 (Pl. 7, fig. 71). — L'animal a régénéré un zeugopode et un autopode. Ici l'explication est l'inverse de celle fournie pour le N° 7. La greffe du tarse tout entière se trouve contenue dans la cuisse, ce qui prouve que l'amputation a été pratiquée au-dessous de la greffe, de sorte que celle-ci a été isolée dans le moignon et n'a pu intervenir dans la régénération qui a été dirigée par les tissus de la base.

II. GREFFE D'UN TERRITOIRE DE LA QUEUE A LA PLACE DU FÉMUR.

Je possède les radiographies de 5 animaux ayant subi une greffe d'un fragment d'axe de la queue (1 vertèbre avec les parties molles) à la place du fémur et ayant été amputés dans la greffe. Un de ces animaux n'a pas régénéré; son moignon s'est simplement refermé. Les 4 autres Tritons ont tous régénéré une petite pointe courte, dépourvue d'axe, et assimilable à un essai de régénération de queue plus ou moins avorté. Sur le vivant, la ligne jaune était très nette. La greffe de vertèbre est bien visible dans le moignon (toujours orientée horizontalement, ce qui explique que la petite pointe soit aplatie dans le sens horizontal) (Pl. 7, fig. 72 à 74).

La potentialité propre de la greffe l'emporte donc sur la potentialité du manchon stylopodique entourant cette greffe. Le blastème régénératif était différent, par suite de la présence des tissus de la greffe, de ce qu'il aurait été sans elle; et ces cellules, en apparence indifférentes, ont subi une évolution déterminée par la nature des tissus servant de base.

III. GREFFE DE SEGMENT STYLOPODIQUE DÉSOSSÉ SUR LE DOS.

En avril 1923, j'entrepris, sur des larves âgées de Tritons, une série de greffes de segment stylopodique désossé sur le dos. Deux de ces animaux purent être conservés et donnèrent des résultats intéressants.

1° — Une larve (fig. XXIV), qui avait subi la greffe de la patte

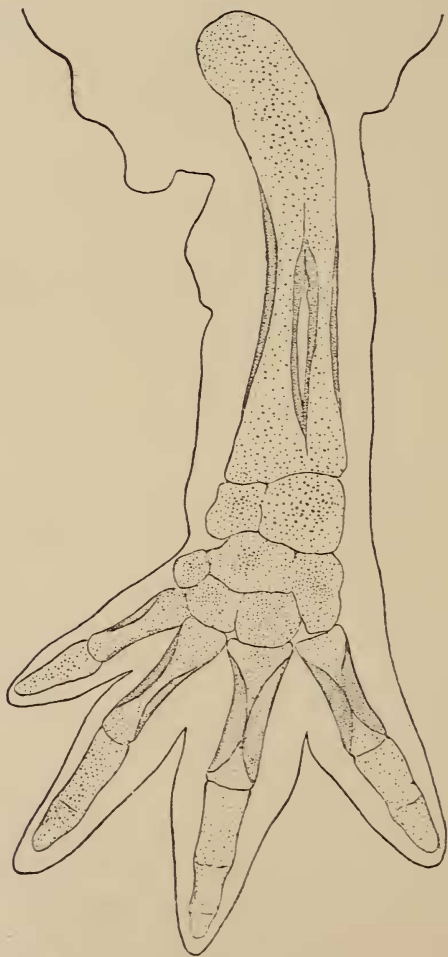


FIG. XXIV.

Reconstitution, d'après les coupes, du squelette régénéré à partir d'un stylopode désossé, greffé sur le dos.

antérieure sur le dos, a été amputée quelques jours après à l'extrémité distale du stylopode et l'humérus a été extrait. Il y eut régénération de l'avant-bras et de la main. Cette patte ne suivit pas l'accroissement subséquent de l'animal et resta de la taille qu'elle avait au moment d'être greffée. Elle a été fixée en octobre 1925. L'examen histologique montre qu'il y a eu régénération d'un radius et d'un cubitus dont les extrémités distales sont complètement soudées, formant un seul os assez gros. Il n'y a pas trace d'humérus; le moignon est très net. La main est normale.

2° — La deuxième larve (fig. XXV) ne subit l'amputation et l'extraction de l'humérus que deux mois après reprise de la greffe. Elle a également régénéré l'avant-bras et la main, ce membre restant fort petit. L'examen histologique montre, 18 mois après l'opération, la présence d'un radius et d'un cubitus régénéré, tout à fait cartilagineux. Il n'y a pas d'humérus. Le carpe est représenté

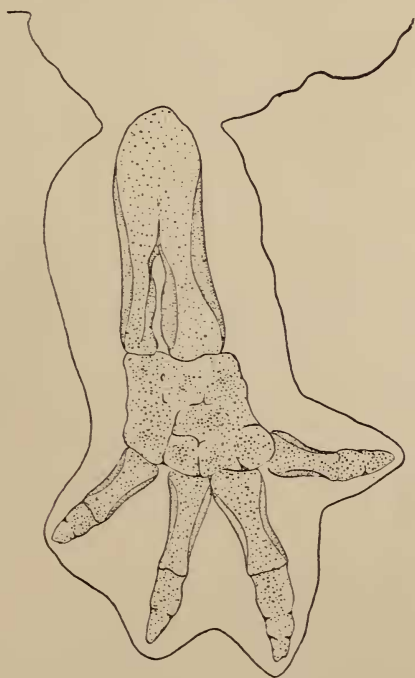


FIG. XXV.

Reconstitution, d'après les coupes, du squelette régénéré à partir d'un stylopode (bras) désossé, greffé sur le dos.

par une seule masse cartilagineuse où l'on distingue cependant les centres de différenciation en os distincts. Les métacarpiens et les phalanges sont cartilagineux, peu développés, la main ayant gardé un aspect de palette.

Ceci prouve encore une fois, et de façon particulièrement nette, que le squelette ancien n'est pour rien dans la régénération du squelette nouveau et que la présence d'une base formée de tissus mous, même tout à fait en dehors de sa situation et de ses connexions normales, est capable de régénérer un membre complet.

CONCLUSIONS.

L'ensemble des faits fournis par la greffe de territoires en situation anormale confirme, en ce qui concerne leurs potentialités régénératives propres, les résultats obtenus dans l'étude de la régénération à partir des divers segments dépourvus de squelette.

Un tarse greffé dans la cuisse détermine la régénération du pied seulement, une greffe de la portion axiale de la queue entraîne la régénération d'un organe caudal. La transplantation sur le dos, tout à fait en dehors de son territoire naturel, du stylopode désossé est suivie de la régénération de la main et de l'avant-bras. Transplanté ou en place, le stylopode manifeste les mêmes potentialités: reconstitution du squelette des segments plus distaux.

Le contraste entre ces résultats positifs et les observations négatives faites après greffe de pièces squelettiques isolées, montre d'une façon péremptoire que c'est dans les parties molles du segment amputé qu'il faut localiser les potentialités régénératives dont la différenciation du segment est l'expression morphologique.

CONCLUSIONS

I. — Des expériences effectuées sur 370 Tritons auxquels j'ai extirpé les os de divers segments des membres antérieurs et postérieurs, il résulte que la régénération se fait régulièrement avec constitution d'un squelette de nouvelle formation, en l'absence du squelette ancien. Ces résultats, que j'ai obtenus à partir du segment basilaire du stylopode, du zeugopode et de l'autopode, confirment et complètent ceux que FRITSCH (1911) a observés, chez les larves de Salamandres et de Tritons, après extraction du scapulum et qui ont été revus plus récemment par P. WEISS (1922) chez le Triton, après extraction de l'humérus ou du scapulum et de l'humérus.

II. — Ces expériences ont porté, en ce qui concerne le membre antérieur, sur la régénération: *a*) à partir du segment basilaire, après extraction du scapulum; *b*) à partir du stylopode, après extraction de l'humérus, ou du scapulum et de l'humérus; *c*) à partir du zeugopode, après extraction du radius et du cubitus, ou des os radius, cubitus et humérus, ou après extraction en plus du scapulum; *d*) à partir de la portion basilaire de l'autopode, après extraction du carpe, ou du carpe, du radius et du cubitus, ou après extraction de tout le squelette du bras, y compris ou non le scapulum.

III. — Les mêmes expériences ont été effectuées sur le membre postérieur, avec extraction du fémur, ou des os tibia et péroné, ou de ces deux os et du fémur, ou enfin après ablation du tarse, combinée ou non avec l'extraction des os du zeugopode ou de ceux-ci et du fémur.

IV. — Sur les 370 animaux ayant subi l'une ou l'autre de ces interventions, 348 ont régénéré. Les 22 cas exceptionnels se répartissent de la façon suivante: 11 sur 300 animaux amputés dans le stylopode, le zeugopode ou l'autopode (3,6%); 11 sur 70 animaux amputés au ras de l'épaule (15%). Il est possible que la plupart de ces cas de non-régénération soient à mettre sur le compte de

sections de nerfs et de phénomènes de cicatrisation s'opposant à une nouvelle croissance des axones.

V. — Les faits observés par PHILYPEAUX, concernant la non-régénération de la patte après extraction de l'omoplate, sont dus non à la suppression de la pièce squelettique basilaire, mais à l'extirpation et à l'élimination de tout le territoire basal de la patte. Ces expériences se rattachent donc à une autre face du problème, celle des territoires de régénération, sur laquelle GUYÉNOT (1926) a récemment attiré l'attention et que M. VALLETTE (1926) a mise en évidence dans le cas de la régénération du museau.

VI. — Après ablation du squelette, il se forme dans le régénérat un blastème squelettogène de nouvelle formation, n'ayant aucun rapport génétique avec l'ancien squelette et dont l'origine doit être placée dans les parties molles situées en arrière de la surface d'amputation.

VII. — L'étude, par le moyen de radiographies, effectuées à divers intervalles, et par la méthode histologique, des parties régénérées, montre qu'il y a une différence certaine, au point de vue des pièces squelettiques néoformées, entre la régénération normale, en présence d'os, et la régénération en l'absence du squelette ancien, celle-ci étant moins complète.

VIII. La méthode de l'extraction du squelette permet d'analyser les potentialités régénératives propres à chaque segment. Celles-ci peuvent être exprimées, d'une façon générale, en disant que chaque segment (segment basilaire, stylopode, zeugopode, partie basale de l'autopode) a, en principe, la potentialité de régénérer le squelette des segments plus distaux, mais non son propre squelette. La régénération, quand elle se fait à partir de l'épaule, reconstitue le squelette du bras, de l'avant-bras et de la main; à partir du bras, elle reforme le radius, le cubitus et les os de la main; à partir de l'avant-bras, elle n'engendre que le squelette de la main; à partir de la zone carpienne, il n'y a reconstitution que des os du reste de la main.

IX. Toutefois, cette expression des potentialités propres à chaque segment peut être masquée par deux ordres de processus: a) par suite des phénomènes de rétraction, de désorganisation et de cicæ-

trisation des parties molles, consécutifs à l'extraction de l'os et à l'amputation, le niveau effectif de régénération peut être reporté très en arrière du niveau d'amputation, jusqu'à se trouver placé dans le segment antécédent. La régénération, après une amputation dans l'avant-bras, par exemple, peut alors avoir son point de départ dans le bras, qui manifeste ses potentialités propres, plus étendues; b) lorsque le blastème squelettogène a subi, en direction centrifuge, la différenciation des parties squelettiques des segments distaux, il reste souvent, en arrière, un reliquat de matériel formateur qui peut être utilisé de différentes manières. Tantôt il se soude aux os distaux régénérés, leur constituant une extrémité proximale, anormalement développée; tantôt il devient indépendant sous forme d'un nodule irrégulier; tantôt enfin il peut prendre la forme de la portion distale de l'os du segment qui a été le siège de l'amputation. C'est ainsi qu'après amputation dans le bras, il peut y avoir, outre la formation du radius et du cubitus et des os de la main, différenciation, en arrière, plus tardive et en direction centripète, d'un morceau d'humérus, par une utilisation du matériel formateur résiduel qui aboutit ainsi à une sorte de régulation.

X. L'analyse de ces faits permet de préciser le sens qu'il faut donner au mot de potentialité appliqué aux capacités de régénérations des divers segments du membre. Ces potentialités différentielles ne résultent pas d'une dissemblance de constitution spécifique des tissus, conditionnant, d'une façon absolue, la régénération de telles ou telles parties squelettiques. Elles s'expriment directement par la masse moyenne du blastème squelettogène auquel chaque segment donne naissance et c'est cette masse qui conditionne le nombre de pièces squelettiques régénérées (V. BISCHLER et E. GUYÉNOT, 1926). Pour un même segment, cette masse présente une certaine variabilité qui paraît être fonction, ainsi que cela résulte de certaines considérations portant sur les résultats des greffes osseuses, des phénomènes de rétraction ou de désorganisation des parties molles. Corrélativement, le nombre des pièces squelettiques peut être inférieur ou plus fréquemment supérieur à ce qui devrait, en principe, être reconstitué. D'une façon générale, la masse du blastème squelettogène paraît être fonction des dimensions de la surface de régénération et de l'architecture des parties molles à ce niveau.

XI. Cette notion de potentialités propres aux divers segments du membre, s'exprimant par la masse du blastème formateur auquel ils donnent naissance, ne doit pas être confondue avec la notion de territoires généraux de régénération, tels que le territoire patte, dont la suppression complète entraîne la disparition de la possibilité de régénérer l'organe totalement extrait.

XII. La relation entre la masse du blastème squelettogène et le nombre des pièces squelettiques régénérées est un cas particulier de la loi formulée par E. GUYÉNOT et O. SCHOTTÉ (1923) du rapport existant entre la masse et la morphologie du régénérat. Elle peut ici s'exprimer en disant qu'un excès ou une insuffisance de matériel formateur ne se traduit pas par la néoformation de parties identiques qui seraient proportionnellement plus grandes dans un cas, plus petites dans l'autre. Le squelette néoformé n'est pas géant ni reconstitué en miniature. Tout se passe comme s'il fallait une masse donnée de matériel pour chaque ébauche devant être régénérée. S'il y a plus de matériel qu'il n'est nécessaire, il en persiste un reliquat; si le matériel est insuffisant, une des pièces squelettiques manque ou est incomplètement reconstituée.

XIII. Le remplacement d'un os par un os étranger greffé à sa place (humérus remplacé par un fémur et vice-versa; fémur remplacé par les os radius et cubitus, ou tibia et péroné, et vice-versa; fémur remplacé par une côte ou un morceau de scapulum) ne change rien, ainsi que P. WEISS (1922) l'avait constaté dans quelques essais, aux capacités propres de régénération du membre. Le bras continue à régénérer une patte antérieure, quelle que soit la pièce squelettique qui ait été greffée à la place de l'humérus. Ces résultats confirment ceux qui ont été obtenus par la simple extraction des os, montrant que ceux-ci n'interviennent pas dans la genèse du régénérat.

XIV. Les expériences de greffes d'os, effectuées dans 53 cas, permettent de préciser la raison pour laquelle la régénération normale (en présence d'os) est toujours plus complète que la régénération à partir d'un segment désossé. La surface de section osseuse, se trouvant au niveau de la zone d'amputation, sert de base au blastème formateur en voie de différenciation, et accapare, par une action d'ordre mécanique, une partie de ce blastème qui

est utilisée en complétant l'os sectionné. C'est ainsi que l'os présent — que ce soit l'os du segment lui-même, ou cet os greffé en position retournée, ou un os étranger transplanté — se trouve complété d'une façon plus ou moins totale, par utilisation d'une partie du blastème squelettogène. Toutes les fois, par contre, que l'os normal ou greffé se trouve, soit très en arrière de la surface de régénération, soit déplacé par rapport à l'axe du membre, tout se passe comme si le squelette manquait entièrement et le segment intéressé manifeste alors ses potentialités propres, comme dans les cas où le squelette a été simplement extrait. Ces faits soulignent la nature des relations d'ordre mécanique qui s'établissent, dans la régénération normale, entre l'os sectionné et le blastème de régénération.

XV. La comparaison de l'étendue de la partie de l'os, présent dans la surface d'amputation, qui a été complétée par régénération — suivant la nature des os présents — montre que celle-ci est d'autant moindre que les os sont plus courts ou plus différents de l'os normal. L'analyse des faits conduit à penser que l'extraction de l'os suivie de greffe d'un os étranger entraîne une rétraction et un remaniement d'autant plus grand des parties molles que l'os transplanté est plus dissemblable de l'os normal. Corrélativement, la masse du blastème est d'autant plus faible, si bien qu'il y a de moins en moins de matériel formateur utilisable pour la reconstitution de l'os du segment amputé. Il paraît donc y avoir une relation entre l'architecture des parties molles et la masse du blastème squelettogène.

XVI. Tandis que la greffe d'os n'est suivie d'aucune action directe — en dehors des actions mécaniques et secondaires envisagées plus haut — sur la morphologie du régénérat, la greffe de segments entiers, comprenant l'os avec les parties molles ou ces dernières seulement, apporte une vérification directe de la localisation des potentialités de régénération dans les parties molles de chaque segment.

1^o La greffe du territoire tarse, à la base de la cuisse, privée de fémur, entraîne, chaque fois que la régénération part du fragment greffé, la reconstitution du pied seulement; celui-ci est alors directement implanté sur la ceinture pelvienne, et la patte régénérée est du type phocomèle. Lorsque la greffe a été perdue ou est trop réduite et hors de l'axe du membre, il y a régénération d'une patte

complète, comme dans les expériences de simple extraction des os.

2° La greffe, à la place du fémur, d'une vertèbre caudale avec les parties molles adjacentes, a entraîné la régénération d'une petite queue dépourvue de squelette régénéré, mais dont la morphologie externe était très caractéristique.

3° La greffe d'un bras, sans squelette, sur le dos de l'animal, a, dans deux cas, réussi et a été suivie de la régénération de l'avant-bras et de la main. L'examen histologique montre que seuls les os du zeugopode et de l'autopode ont été régénérés à partir du stylopode transplanté, ce qui est une nouvelle preuve des potentialités régénératives propres à chaque segment.

XVII. Ces dernières expériences confirment que c'est bien dans les parties molles de chaque segment qu'il faut localiser les potentialités régénératives caractéristiques de chaque partie du membre. L'ensemble des faits rapportés plus haut est de nature à permettre de préciser le lien dont l'existence a été établie par P. DE GIORGI et, par P. DE GIORGI et E. GUYÉNOT (1923), qui rattache la différenciation du régénérat à l'action exercée sur son évolution par les tissus constituant sa base naturelle.

AUTEURS CITÉS

1923. BISCHLER, V. *Rôle du squelette dans la régénération des membres du Triton*. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, vol. 40, p. 158.
1925. — *Régénération des pattes de Triton après ablation du squelette du zeugopode ou de l'autopode*. C. R. Soc. Biol., t. 92, p. 776.
1925. BISCHLER, V. et GUYÉNOT, E. *Régénération des pattes de Triton après extirpation du squelette des ceintures ou du stylopode*. C. R. Soc. Biol., t. 92, p. 678.
1925. — *Les potentialités régénératives dans les pattes privées de squelette*. C. R. Soc. Biol., t. 92, p. 774.
1926. — *Les potentialités régénératives différentielles des divers segments du membre sont une expression de la masse du blastème squelettogène*. C. R. Soc. Biol., t. 94, p. 968.
1911. FRITSCH, C. *Experimentelle Studien über Regenerationsvorgänge des Gliedmassenskelets der Amphibien*. Zool. Jahrbücher, Abt. allg. Zool. u. Phys., Bd. 30, p. 377-472.
1924. GIORGI, P. de. *Les potentialités des régénérats chez Salamandra maculosa*. Rev. suisse de Zool., vol. 31, p. 1-52.
1923. GIORGI, P. de et GUYÉNOT, E. *Les potentialités des régénérats : croissance et différenciation*. C. R. Soc. Biol., t. 89, p. 488.
1926. GUYÉNOT, E. *La perte du pouvoir régénérateur chez les Anoures, étudiée par la méthode des hétérogreffes*. C. R. Soc. Biol., t. 94, p. 437.
1923. GUYÉNOT, E. et SCHOTTÉ, O. *Relation entre la masse du bourgeon de régénération et la morphologie du régénérat*. C. R. Soc. Biol., t. 89, p. 491.
1925. GUYÉNOT, E. et VALLETTE, M. *Régénération du nez et de la mâchoire supérieure chez les Urodèles*. C. R. Soc. Biol., t. 93, p. 1276.
1874. LEGROS. (*Communication posthume présentée par Onimus.*) C. R. Soc. Biol., t. 26 (6^{me} série, I), p. 28.
1918. MORRILL, C. V. *Some experiments on regeneration after exarticulation in Diemyctilus viridescens*. Jour. exp. Zool., vol. 25, p. 107-126.
1922. NAVILLE, A. *Histogenèse et régénération du muscle chez les Anoures*. Arch. Biol., t. 32, p. 5-139.

1924. — NAVILLE, A. *Recherches sur l'histogenèse et la régénération chez les Batraciens anoures (Corde dorsale et téguments)*. Arch. Biol., t. 34, p. 235-344.
1866. PHILIPPEAUX, J. M. *Expériences démontrant que les membres de la Salamandre aquatique (Triton cristatus L.) ne se régénèrent qu'à la condition qu'on laisse au moins sur place la partie basilaire de ces membres*. C. R. Acad. Sc., t. 63, p. 576-578.
1867. — *Sur la régénération des membres chez l'Axolotl (Siren pisciformis)*. C. R. Acad. Sc., t. 64, p. 1204.
1869. — *Expériences démontrant que les nageoires des Poissons ne se régénèrent qu'à la condition qu'on laisse au moins sur place leur segment basilaire*. C. R. Acad. Sc., t. 68, p. 669.
1876. — *Les membres de la Salamandre aquatique bien extirpés ne se régénèrent point*. C. R. Acad. Sc., t. 82, p. 1162.
1903. REED, M. A. *The regeneration of a whole foot from the cut end of a leg containing only the tibia*. Arch. f. Entwmech., Bd. 17, p. 150-154.
1926. SCHOTTÉ, O. *Système nerveux et régénération chez le Triton*. Rev. suisse Zool., vol. 33, p. 1-211.
1926. VALLETTE, M. *Mécanisme de la régénération du museau chez les Urodèles*. C. R. Soc. Phys. Hist. nat., vol. 43, p. 28-32.
1922. WEISS, P. *Unabhängigkeit der Extremitätenregeneration vom Skelett (bei Triton cristatus)*. Akad. Wissen. Wien, 30 nov. 1922.
1925. — *Unabhängigkeit der Extremitätenregeneration vom Skelett (bei Triton cristatus)*. Arch. f. Entwmech., Bd. 104, p. 359-394.
1901. WENDELSTADT, H. *Ueber Knochenregeneration. Experimentelle Studie*. Arch. mikr. Anat., Bd. 57, p. 799-822.
1904. — *Experimentelle Studie über Regenerationsvorgänge am Knochen und Knorpel*. Arch. mikr. Anat., Bd. 63, p. 766-795.
-